

**THESE DE DOCTORAT
de l'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE - PARIS VI**

Spécialité : ECOLOGIE

Présentée par Hélène LERICHE

Pour obtenir le grade de DOCTEUR de L'UNIVERSITE PARIS VI

**"Impact des herbivores sur le couvert végétal et conséquences
pour le fonctionnement des écosystèmes de savane :
approches expérimentales et modélisation."**



CIRAD
Dist-Unité Bibliothèque
Baillarguet

Soutenue le 31/10/2001

Devant le jury composé de :

Luc Abbadie

Robert Barbault

Xavier Le Roux

Tim O'Connor

Bernard Toutain

CNRS

Paris VI/Institut d'Ecologie

INRA Lyon

University of Witwatersrand (Afrique du Sud)

CIRAD-EMVT

Directeur de thèse

Invité

Invité

Rapporteur

Rapporteur



THESE de DOCTORAT
de l'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE – PARIS VI

Spécialité : ECOLOGIE

Présentée par Hélène LERICHE

Pour obtenir le grade de DOCTEUR de l'UNIVERSITE PARIS VI

**« Impact des herbivores sur le couvert végétal et conséquences
pour le fonctionnement des écosystèmes de savane :
approches expérimentales et modélisation. »**

Soutenue le 31/10/2001

Devant le jury composé de :

Luc Abbadie
Robert Barbault
Xavier Le Roux
Tim O'Connor
Bernard Toutain

CNRS
Paris VI/Institut d'Ecologie
INRA Lyon
University of Witwatersrand (Afrique du Sud)
CIRAD-EMVT

Directeur de thèse
Invité
Invité
Rapporteur
Rapporteur

Remerciements

En préambule, je tiens à remercier tout d'abord les membres de mon jury pour s'être intéressés à ce travail.

Ces quelques années de recherche se sont faites en collaboration avec différents organismes de recherche français (Université Paris VI, CNRS, ENS, INRA, CIRAD) et étrangers (Université de Pretoria, Station de recherche de Lamto (Côte d'Ivoire), Parc National de Chobe (Botswana), Parc de Mukuvisi (Zimbabwe). Je tiens à les remercier pour leur accueil et leur aide.

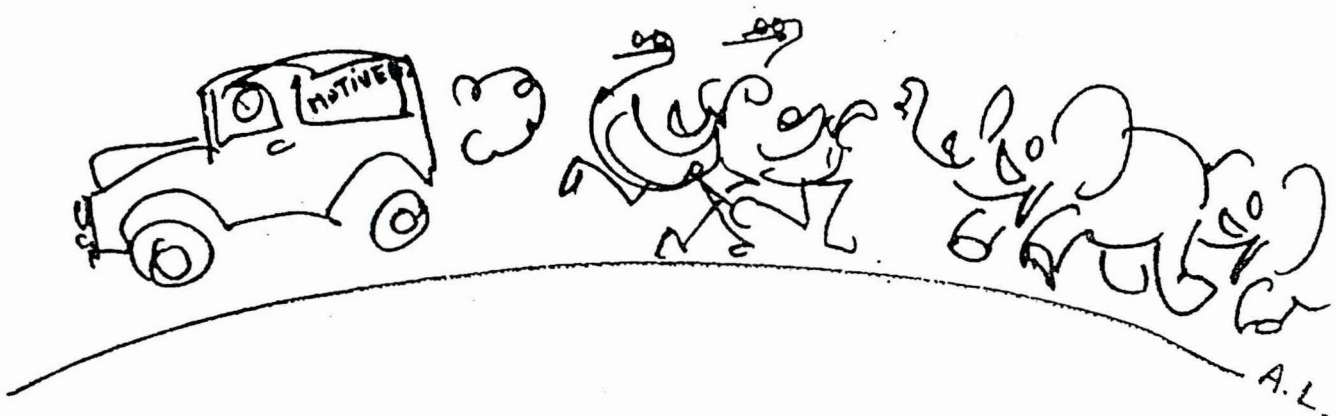
Que ces modestes paragraphes me permettent donc d'évoquer tous ceux qui ont participé à ce projet de thèse et à qui je dois beaucoup. Ils mériteraient tous plusieurs lignes, mais je ne peux ici que les nommer succinctement, qu'ils m'en excusent.

Tout d'abord, Robert Barbault, dont la rencontre a régulièrement marqué ma découverte de l'écologie, de la recherche et de l'enseignement ; Xavier Le Roux, à l'origine de mon aventure en écologie et toujours présent ; Michel Loreau, qui m'a « révélé » l'HOH ; Luc Abbadie qui a accepté d'être mon directeur de thèse ; Bernard Toutain qui a partagé mes premiers pas en Afrique ; François Monicat qui m'a permis de partir travailler au Zimbabwe. Et, en suivant l'ordre alphabétique des prénoms, Billy Butete et nos parties de bush ; Claudio Dembezeko et l'équipe de Mukuvisi, leur intérêt et leur aide pour mon travail ; Danielle Benest et son énergie salubre ; Dominique Dulieu et son accueil au Zimbabwe ; Françoise Lescher-Motoué et sa gentillesse ; Gérard De Wispelaere et son GPS ; Gérard Lacroix et son enthousiasme ; Hervé Fritz et l'initiation au bush ; Jacques Gignoux et ses précieux conseils ; Johan duToit, sa collaboration scientifique et son amitié ; Marcel, Martin et Etienne, membres de l'équipe éléphant de Lamto ; Norman Owen-Smith et son attention pour mon travail ; Philippe Breton et son coup de main ; Philippe Lhoste et son efficacité ; Pierre Poilecot et son amour de la végétation ; Roger Vuattoux, son hospitalité et ses histoires ; Tim O'Connor et son intérêt bienveillant pour moi.

Mais ce travail m'a également permis de rencontrer de nombreuses personnes qui ont participé à rendre ces années si enrichissantes, du point de vue scientifique mais surtout du point de vue humain. A nouveau, par ordre alphabétique de prénom : Audrey Ipavec (grillade à l'huile d'olive et citron) ; Catherine Louis-Alexis (rêveries de Mac) ; Craig Coid (initiation au monde des éléphants) ; Daouda Ndiaye (beau brun du 620) ; Fabrice Hibert (« Petit Prince ») ; Florence Hulot (aventures radiologiques) ; Françoise Largement (accueil et sourires) ; Frédérique Desnoyer (chasseur d'articles) ; Germain Konan (balades à

l'aéroport) ; Guy Josens (San Antonio et fous rires) ; Isolde de Zborowski (amitié aux doux yeux) ; Jean-Christophe Lata (PSG for ever) ; Joseph Domenech (science vétérinaire sous les tropiques) ; Julie Vincent (et Milka) ; Laurent Picherit (vadrouilles en 4*4) ; Marjorie Castelletta (ses oiseaux et sa famille) ; Mathieu Bourgarel (bush brother) ; Nicolas Boulain (spécimen Malouin) ; Nicolas Loeuille (DJ du 620) ; Pablo Inchausti (« a la matina ») ; Philippe de Freitas (roi de la sauce) ; Sahima Halmaoui (taboulé malien) ; Sébastien Barot (salsa et questions) ; Sébastien Fontaine et sa crevette (belge en titre) ; Sophie Gerrard (café et brocantes) ; Souleyman Konate (mon africain de mari) ; Stéphanie Aubin (co-locataire hamster préférée) ; Thomas Mery (et ses T-shirt chat) ; Thomas Rugolino (l'homme en noir) ; Xavier Christophe (accro de la biblio en anglais) ; et bien d'autres...

De près ou de loin d'autres ont été quotidiennement à mes côtés, pour partager les joies et les angoisses. Ce travail a été à l'origine de nombreuses émotions auxquelles ils ont pris leur part. La section « remerciements » d'une thèse n'est sûrement pas le meilleur endroit pour leur rendre hommage mais je tiens à les citer en leur faisant confiance pour imaginer combien je tiens à eux : Anne-Cécile C., Audrey B. et sa petite famille, Audrey P., Chérifa B., Clotilde H., Dave H., Emmanuel E., Françoise S., Guillaume S., Hélène G., Thierry R., Marc B., Nicolas G., Philippe M., Régis F., et bien sûr ma famille !



Paris 6 4.1.2000

SOMMAIRE

1*	INTRODUCTION GENERALE	2
1*1	Relation proie-prédateur : effets directs	2
1*2	Effets indirects : positifs et négatifs	3
1*2-1	<i>Effets indirects de la réduction de biomasse végétale</i>	3
1*2-2	<i>Autres effets liés à la présence de l'herbivore</i>	4
1*3	Bilan des effets directs et indirects	5
1*3-1	<i>Bilan positif pour l'herbivore (l'HOH)</i>	6
1*3-2	<i>Prise en considération des différents éléments</i>	6
1*3-3	<i>Méthode</i>	7
2*	LES GRANDS HERBIVORES	9
2*1.	Facteurs conditionnant la présence d'un animal dans un écosystème	9
2*1-1	<i>Ressources disponibles</i>	9
2*1-2	<i>Compétition intraspécifique</i>	9
2*1-3	<i>Compétition interspécifique</i>	9
2*1-4	<i>Prédation</i>	10
2*2.	Grands herbivores et végétation des écosystèmes terrestres	10
2*2-1	<i>Paramètres déterminés par l'herbivore</i>	10
2*2-2	<i>Paramètres déterminés par la végétation</i>	11
2*3.	Stratégies alimentaires	14
2*3-1	<i>Facteurs déterminants la stratégie alimentaire</i>	14
2*3-2	<i>Interface herbivore-plante : la bouchée</i>	14
3*	LA VEGETATION	16
3*1	Impact de l'herbivorie sur la végétation	16
3*2	Ressources clés pour la plante	17
3*2-1	<i>Lumière</i>	17
3*2-2	<i>Eau</i>	18
3*2-3	<i>Nutriments : l'azote en particulier</i>	19
3*3	Autres facteurs importants	21
3*3-1	<i>Espèces végétales considérées</i>	21
3*3-2	<i>Physiologie propre de l'espèce végétale</i>	21
3*3-3	<i>Modalités de prélèvements par l'herbivore</i>	22
3*3-4	<i>L'écosystème</i>	22

4*	COUVERT VEGETAL et GRANDS HERBIVORES	24
4*1	Bilan globalement positif : l'HOH	24
	4*1-1 <i>Concept</i>	24
	4*1-2 <i>Implications pour l'herbivore</i>	26
	4*1-3 <i>Implications de l'herbivorie pour l'écosystème</i>	26
4*2	L'HOH démontrée au Serengeti et ailleurs	27
	4*2-1 <i>Couverts herbacés</i>	27
	4*2-2 <i>Couverts arbustifs</i>	28
4*3	Limites à la généralisation de l'HOH	29
	4*3-1 <i>Couverts herbacés</i>	29
	4*3-2 <i>Couverts arbustifs</i>	30
5*	PLACE de ce TRAVAIL et OBJECTIFS	32
5*1	Objectifs de ce travail	32
5*2	Couvert herbacé	33
5*3	Couvert arbustif	34
5*4	Facteurs-clés	35
6*	ARTICLES	38
6*1-	Test de la théorie d'optimisation dans une savane pauvre par le biais de la modélisation	38
	<i>Table et figures</i>	60
	<i>Appendix</i>	69
	<i>Conclusions résumées</i>	71
6*2-	Vérification de la théorie d'optimisation dans une savane pauvre par le biais de l'expérimentation	73
	<i>Figures</i>	87
	<i>Conclusions résumées</i>	91
6*3-	Impact à court terme du broutage à l'échelle du rameau	93
	<i>Figures</i>	106
	<i>Conclusions résumées</i>	111
6*4-	Impact de la pression de broutage sur les repousses accessibles	113
	<i>Figures</i>	123
	<i>Conclusions résumées</i>	124

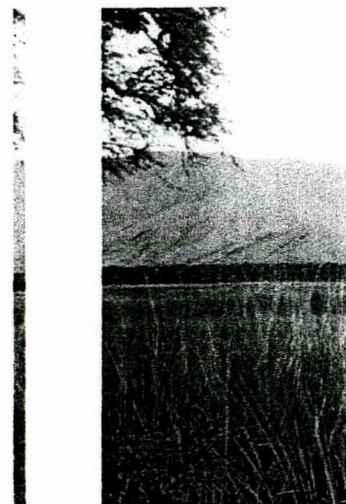
7*	RESULTATS et PERSPECTIVES	126
7*1	Implications de l'herbivorie pour la végétation	126
	7*1-1 <i>Résultats de cette étude</i>	126
	7*1-2 <i>Etudes complémentaires</i>	126
	7*1-3 <i>Conclusions</i>	127
7*2	Implications de la réponse de la végétation pour l'herbivore	128
	7*2-1 <i>Résultats de cette étude</i>	128
	7*2-2 <i>Conclusions</i>	128
7*3	Implications de l'herbivorie pour l'écosystème	129
	7*3-1 <i>Résultats de cette étude</i>	129
	7*3-2 <i>Etudes complémentaires</i>	129
	7*3-3 <i>Conclusions</i>	129
7*4	Devenir de l'écosystème sous pression d'herbivorie	131

BIBLIOGRAPHIE	134
----------------------	------------

ANNEXES

1*	Localisation des sites d'études	A1
2*	Etude de l'impact de l'herbivorie sur le fonctionnement du couvert herbacé d'une savane de Côte d'Ivoire	A2
3*	Etude de l'impact de l'herbivorie sur le fonctionnement du couvert arbustif de savanes d'Afrique Australe	A4
	<i>Dans la vallée du Zambèze (Zimbabwe)</i>	A5
	<i>Le long de la rivière Chobe (Botswana)</i>	A6

RESUME-ABSTRACT



Introduction générale

1* INTRODUCTION GENERALE

Ce travail s'inscrit dans la vaste problématique des relations entre herbivores et plantes, et s'intéresse plus particulièrement à l'impact des herbivores sur le fonctionnement du couvert végétal et sur celui des écosystèmes de savane.

1*1 Relation proie-prédateur : effets directs

A l'échelle microscopique comme à l'échelle macroscopique, dans toute chaîne alimentaire, on peut considérer l'herbivore comme un prédateur pour les plantes. La consommation des plantes est en effet clairement positive pour l'herbivore, puisqu'elle assure sa nourriture. L'herbivore aurait en revanche un effet négatif pour la plante ne serait-ce qu'en raison du prélèvement d'une partie ou de la totalité de l'appareil photosynthétique. La relation herbivore-plante peut donc être considérée de prime abord comme une relation antagoniste.

Cependant, dans les écosystèmes terrestres, la plante n'est en général pas « tuée » à la différence de la proie dans la relation de prédation entre carnivore et herbivore. Ce sont les capacités de croissance et de reproduction de la plante qui sont altérées de façon plus ou moins importante par la consommation par l'herbivore.

Dans cette relation, fortement mais non exclusivement antagoniste, chacun des protagonistes cherche à maximiser ses chances de survie.

- Du point de vue de la plante : réduire la prédation

En réponse à la prédation par l'herbivore, la plante développe des stratégies d'évitement ou de défense. Par exemple, le développement de formes rampantes peut réduire l'accessibilité de sa partie aérienne. Différents types de défenses physiques telles que des épines permettent d'éloigner l'herbivore et des dérivés carbonés tels que les polyphénols (défenses chimiques) sont dissuasifs grâce aux perturbations qu'ils engendrent

sur la digestion de l'animal. Ces défenses peuvent être constitutives ou stimulées par la présence de l'herbivore (défenses induites).

- Du point de vue de l'herbivore : améliorer la prédation

L'herbivore cherche à éviter ou à contrer les différents types de défenses des plantes. Il peut adapter son comportement alimentaire selon les différentes espèces à sa disposition en choisissant par exemple de ne prélever que certaines parties de la plante « moins défendues ». De plus des adaptations physiologiques lui permettent de contrebalancer les défenses chimiques des plantes, notamment la sécrétion d'enzymes digestives particulières qui neutralisent ces molécules, rétablissant ainsi de meilleures conditions de nutrition.

1*2 Effets indirects : positifs et négatifs

En raison du temps de survie plus ou moins long de la plante après qu'elle a été endommagée par l'herbivore, il est indéniable que la structure et le fonctionnement du couvert végétal sont modifiés par l'herbivorie. La compréhension des relations herbivore-plante implique donc nécessairement une évaluation des effets indirects de l'herbivorie.

1*2-1 Effets indirects de la réduction de biomasse végétale

- Du point de vue de la plante

Le prélèvement de biomasse par les herbivores vertébrés s'effectue en général aux dépens d'un seul type d'organe (feuilles ou bourgeons) et, le plus souvent, à un état morphologique ou physiologique donné. L'herbivore modifie ainsi la part de ces organes dans l'organisation générale de la plante (modification du rapport partie aérienne (épigée)/racines (hypogée) d'une herbacée ou modification du rapport branche broutée/au reste de l'arbre). Cette nouvelle architecture entraîne nécessairement une variation de l'état physiologique de la plante et donc du fonctionnement végétal : les besoins en nutriments peuvent augmenter ou diminuer selon les cas. Les besoins en eau peuvent notamment être réduits par une modification du statut hydrique de la plante et de sa sensibilité au stress

hydrique. Ce sont donc les aptitudes de la plante qui sont altérées et en conséquence son statut au sein de l'écosystème (par exemple la compétition avec les autres plantes).

- Du point de vue de l'herbivore

Les conséquences du prélèvement par l'herbivore sur le fonctionnement de la partie résiduelle de la plante peuvent, dans certains cas, rendre celle-ci plus attractive pour un autre herbivore ou pour le même individu un peu plus tard. Ainsi, l'accès aux feuilles *a priori* les plus nutritives aura été réduit par l'herbivorie ; en revanche, si de nouvelles feuilles apparaissent par la suite, elles seront riches en nutriments et attractives pour l'herbivore. Mais la plante possède également un certain nombre de défenses, physiques et chimiques, qui limitent la prédation par l'herbivore.

- Du point de vue de l'écosystème

Les modifications de la quantité de biomasse épigée et des conditions de fonctionnement de la plante ont un impact sur certains des éléments de l'écosystème. Ainsi la réduction de la demande en eau du tapis herbacé améliore l'accès à l'eau du couvert arbustif. De même, la réduction de la couverture végétale au sol accroît les risques de ruissellement et d'érosion.

1*2-2 Autres effets liés à la présence de l'herbivore

- Du point de vue de la plante

Lors de la prédation par les grands herbivores, la plante peut également être affectée par leur seule présence. Ainsi le piétinement de la plante par l'herbivore endommage ses performances physiologiques mais par ailleurs l'animal en visitant différentes plantes pour les consommer, participe à leur pollinisation.

- Du point de vue de l'herbivore

La présence de tout herbivore, par les modifications qu'elle impose au fonctionnement du couvert végétal (e.g. défenses induites, modification de la physiologie) et de l'écosystème, détermine de façon substantielle son propre milieu de vie et celui des autres organismes présents. Ainsi, l'herbivore conditionne en partie la quantité et la qualité des ressources nutritives qu'il peut exploiter. Le comportement alimentaire de l'herbivore au temps t conditionne donc ce même comportement au temps $t+1$.

- Du point de vue de l'écosystème

L'herbivore agit sur certains éléments de l'écosystème importants pour la croissance végétale. Ainsi, après le prélèvement de matière végétale, celle-ci sera digérée puis excrétée sous forme minérale ou organique rapidement dégradable. Cette réintroduction de nutriments rapidement disponibles pour la plante et selon des modalités spatiales bien définies, a une influence importante sur le fonctionnement de l'écosystème en général et sur le développement de la plante en particulier.

1*3 Bilan des effets directs et indirects

La co-occurrence d'effets directs (négatifs) et indirects (négatifs ou positifs) de l'herbivore sur le couvert végétal et l'écosystème pose la question d'un bilan global des relations herbivore-plantes. Il pourrait être négatif, positif ou nul pour chacun des deux protagonistes de la relation comme pour le fonctionnement de l'écosystème. L'hypothèse d'un impact positif d'une herbivorie modérée sur la production primaire du couvert végétal a été proposée. Elle est connue sous le nom d'« hypothèse d'optimisation par l'herbivorie » (HOH).

1*3-1 Bilan positif pour l'herbivore (l'HOH)

En effet, si on considère le bilan global comme une résultante d'une somme de coûts et de bénéfices pour l'individu considéré, on peut admettre qu'il peut être positif pour l'herbivore lorsque celui-ci se limite à une herbivorie modérée. L'amélioration des conditions de production de la plante consécutive au prélèvement pourrait ainsi bénéficier à l'herbivore qui « entreprendrait et améliorerait sa propre ressource ».

Du point de vue de la plante, un tel bilan est moins évident. Même s'il est possible que la production de la végétation soit stimulée par l'herbivore et l'ensemble de ses effets tant directs qu'indirects, l'intérêt de la plante à être broutée de façon même modérée peut être remis en question, surtout si l'on prend en compte les conséquences que peut avoir la réduction de biomasse sur la compétitivité et la reproduction de la plante.

1*3-2 Prise en considération des différents éléments

Dans ce travail, c'est le point de vue de l'herbivore qui a été délibérément adopté. L'existence de l'optimisation par l'herbivorie et ses implications dans les différents processus fonctionnels de la végétation sont au centre de ce travail. L'éventualité d'une amélioration de la végétation pour l'animal, qu'elle soit herbacée ou arbustive, permet d'identifier des questions-clés pour toute tentative d'exploitation et d'aménagement des ressources naturelles de savanes. Dans quelles conditions, par exemple, la présence de l'herbivore peut-elle avoir des conséquences positives sur le couvert (quantité et qualité de la végétation disponible) et donc modifier le comportement de l'animal et par voie de conséquence le fonctionnement de l'écosystème ?

1*3-3 Méthode

- Les éléments

Pour établir le bilan des impacts de l'herbivore sur la végétation, il est nécessaire de prendre en compte l'animal et la plante, mais aussi les autres compartiments de l'écosystème, notamment l'eau, la lumière et les nutriments, ainsi que leurs interactions directes ou indirectes.

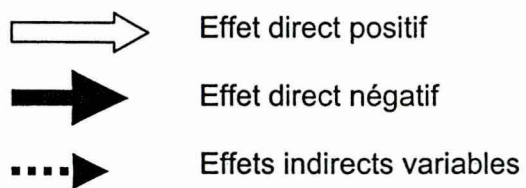
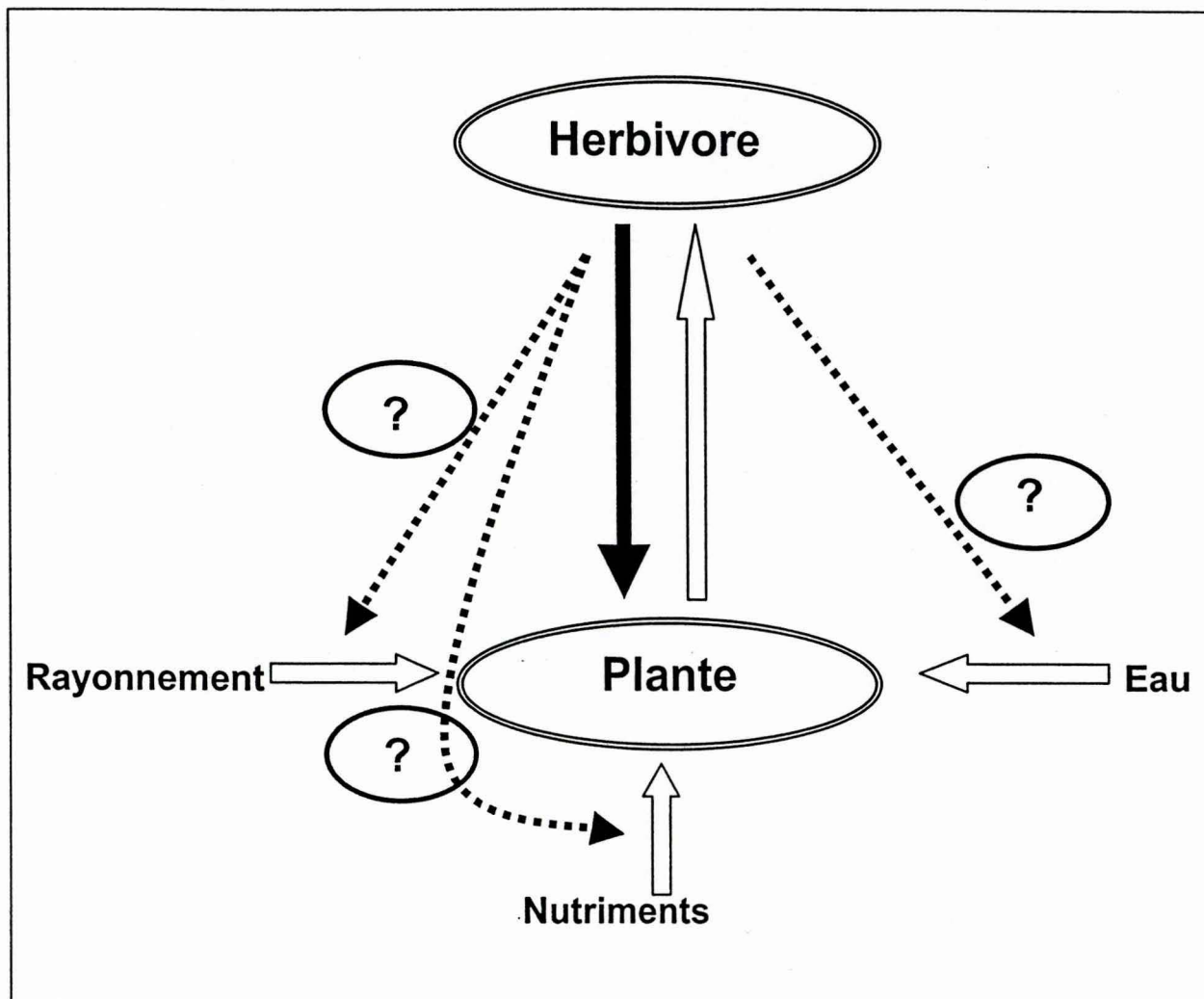
- La végétation

L'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie (HOH) a été formulée en 1979 par Mc Naughton au sujet de la relation entre grands herbivores et herbacées et a depuis été étayée par les études d'autres écosystèmes pâturés.

La strate arbustive peut également réagir au broutage de façon positive pour l'animal et l'HOH s'appliquerait alors à la canopée des arbres et des arbustes broutés par les grands herbivores dans différents écosystèmes.

La schématisation présentée ci-après permet l'identification des différents « compartiments » de l'écosystème pris en compte dans cette étude et leurs inter-relations (schéma1).

Schéma 1 : Interactions herbivore-plante et ses conséquences





Les grands herbivores

2* LES GRANDS HERBIVORES

2*1. Facteurs conditionnant la présence d'un animal dans un écosystème

2*1-1 Ressources disponibles

Un animal reste dans l'écosystème rencontré si il y trouve le type de ressources nécessaires à sa nutrition. Ce choix est plus ou moins exclusif selon les espèces. Dans le cas des herbivores, on peut distinguer en effet des paiseurs, tels que le buffle, des brouteurs, tels que la girafe, ou des herbivores mixtes, tels que l'impala qui est capable de consommer herbacées et arbustes (Monro, R. H., 1980).

2*1-2 Compétition intraspécifique

L'influence des autres congénères peut modifier le comportement alimentaire de l'animal. Ainsi, au sein d'une même espèce de grands herbivore, la répartition des sexes et des âges du groupe peut déterminer le comportement alimentaire de l'individu. Chez les éléphants, par exemple, les mâles mangent à une hauteur supérieure s'ils sont en présence de groupes de femelles et de jeunes car ceux-ci, plus petits, les repoussent vers le haut (Stokke, S. & du Toit, J. T., 2000). La taille et la composition du groupe peut donc influencer le comportement alimentaire de l'individu (Fritz, H. & de Garine-Wichatitsky, M., 1996)

2*1-3 Compétition interspécifique

La cohabitation avec d'autres espèces d'herbivores détermine également le choix du milieu et des ressources (Fritz, H. *et al.*, 1996). Ainsi, la répartition des ressources et la hauteur de broutage des girafes sera supérieure en présence d'antilopes compétitrices pour les mêmes ressources telles que les impalas (du Toit, J. T., 1990)

2*1-4 Prédation

L'adoption d'un site de nutrition par l'animal est également déterminée par le risque encouru. Le temps consacré à la recherche et à la prise de nourriture réduit en effet le temps disponible pour la vigilance et donc pour l'évitement des prédateurs (Illius, A. W. & Fitzgibbon, C., 1994)

2*2. Grands herbivores et végétation des écosystèmes terrestres

Ce travail étant centré sur la relation entre herbivores et plantes, la végétation n'est présentée ici qu'en tant que ressources disponibles pour l'herbivore (et non refuge potentiel) et l'on s'intéressera donc en particulier à sa perception par l'herbivore et aux relations dynamiques qui existent entre eux.

2*2-1 Paramètres déterminés par l'herbivore

Traditionnellement, on considère que le prélèvement de végétation par l'herbivore est déterminé par le fait que l'herbivore cherche à maximiser sa quantité de nourriture. Cette dernière dépend tout d'abord des contraintes de l'herbivore lui-même : taille des bouchées et remplissage du rumen dans le cas des ruminants. Cependant l'ingestion semble également déterminée par les besoins métaboliques de l'animal, i.e. accroissement des besoins en période de lactation, et l'efficacité de son métabolisme (efficacité à utiliser l'énergie métabolique potentielle de l'aliment) (Ketelaars, J. J. M. H. & Tolkamp, B. J., 1992).

- Les besoins de l'animal

Le taux du métabolisme de base augmente avec le poids corporel de l'animal (Elgar, M. A. & Harvey, P. H., 1987). La girafe, qui a besoin d'entretenir une grande masse corporelle, aura tendance à diversifier ses habitats (du Toit, J. & Owen Smith, N., 1989). Selon ses besoins en énergie, l'herbivore peut faire varier le nombre de bouchées (la taille des bouchées étant, elle, prédéterminée par celle de la bouche) (Illius, A. W., 1989).

- L'efficacité d'utilisation de la ressource

La sélection optimale de nourriture est conditionnée par les contraintes digestives de l'animal, c'est à dire par la composition de la nourriture et sa dégradabilité (la cellulose et la lignine sont des réducteurs de la digestibilité des plantes) (Howe, H. F. & Westley, L. C., 1990), mais également par les capacités digestives de l'animal, différentes selon les espèces (Hirakawa, H., 1997).

2*2-2 Paramètres déterminés par la végétation

L'attraction que l'herbivore peut avoir pour les plantes dépend de la qualité de la végétation. La plante est d'autant plus appétente pour l'animal que l'apport en nutriments est maximal et la toxicité minimale (Cooper, S. M. *et al.*, 1988). Mais le prélèvement réel dépend également de la quantité de végétation disponible et de son accessibilité pour l'herbivore. Cette dernière est déterminée par la quantité disponible et la facilité de préhension pour l'animal.

2*2-2.a Qualité des ressources disponibles

La teneur en nutriments de la plante et sa toxicité doivent être considérées relativement l'une à l'autre. En particulier leurs variations saisonnières, la concentration en nutriments étant plus forte en début de croissance, peuvent expliquer les variations d'appétence d'une même végétation pour un herbivore considéré (Cooper, Owen-Smith *et al.*, 1988).

- Apports nutritionnels en terme d'azote

La teneur en azote des plantes n'est qu'une des caractéristiques de la végétation importante pour l'herbivore mais le rôle central de cet élément dans les processus métaboliques comme dans la structure des cellules et des gènes, lui donne le statut d'« élément fondamental » pour la croissance de tout organisme. Il est ainsi présenté comme rare, voire limitant, pour les herbivores qui semblent avoir adapté leur comportement alimentaire en fonction de cet élément (Mattson, W. J., 1980). Or la teneur en azote des

touffes d'herbes, comme celle des bourgeons des arbres, diminue avec l'âge de l'organe considéré. La courbe de dilution de l'azote au cours de la saison de croissance a ainsi été décrite pour les herbes (Abbadie, L., 1984) comme pour les arbres (Tolsma, D. J. *et al.*, 1987).

- Défenses chimiques

Les plantes sont capables de synthétiser des toxines létales pour l'herbivore ; elles possèdent également des défenses chimiques, polymères ou cristaux de silicate, qui réduisent leur digestibilité pour l'animal (Howe et Westley, 1990).

Herbacées : les différences de concentration en silice entre herbacées africaines provenant de sites plus ou moins pâturés confirment que la silicification est une défense des herbes contre les herbivores (McNaughton, S. J. & Tarrants, J. L., 1983).

Arbres : les polyphénols, et les tannins en particulier, sont les défenses chimiques des arbres face à l'herbivorie. Condensés ou hydrolisables, tous les tannins modifient la digestibilité de la ressource ligneuse et donc les choix de l'herbivore (Cooper, S. M. & Owen-Smith, N., 1985, Bryant, J. P. *et al.*, 1991).

2*2-2.b Quantité des ressources disponibles

La sélection des espèces végétales de grande appétence et leur taux de prélèvement, en fonction des capacités d'ingestion de l'animal (taille de la bouchée) et de l'accessibilité de la ressource, limitent la quantité de ressources disponibles par bouchée pour l'herbivore (Parsons, A. J. *et al.*, 1994)

- Selon l'espèce végétale considérée

C'est principalement en fonction de la saison et des conditions climatiques, que la quantité de végétation disponible pour l'herbivore varie fortement que ce soit pour les herbacées (Le Roux, X. & Bariac, T., 1998) ou pour les ligneux (Tolsma, Ernst *et al.*, 1987). Certains herbivores mixtes, tels que les impalas en savane africaine, s'adaptent à ces variations en modifiant la part relative des ligneux dans leur régime alimentaire en fonction de la disponibilité de la ressource végétale (Dunham, K. M., 1982).

- Relativement aux autres espèces végétales

Le temps alloué par l'herbivore à la sélection des espèces appréciées augmente avec la variété des espèces à sa disposition et limite la capacité d'ingestion sur l'ensemble du couvert (Parsons, Thornley et al., 1994). Or la richesse en espèces du couvert semble également augmenter avec l'herbivorie (Rusch, G. M. & Oosterheld, M., 1997).

2*2-2.c

Accessibilité des ressources

La répartition spatiale de la nourriture (ressources groupées ou dispersées) est un élément essentiel pour l'herbivorie puisqu'elle influe sur le temps alloué par l'animal à la recherche d'aliments. Il en est de même de la capacité de préhension (accessibilité de la végétation). Ainsi, le type de répartition des ressources détermine les réactions fonctionnelles des herbivores et donne lieu à différents comportements alimentaires (Shipley, L. A. & Spalinger, D. E., 1992).

- Répartition du couvert

Face à l'hétérogénéité horizontale du couvert herbacé, présentant des regroupements plus ou moins grands de plantes, les herbivores ont tendance à pâturer ceux qui leur permettent le taux d'ingestion potentiel le plus élevé (Demment, M. W. *et al.*, 1993). Dans le cas de la consommation de la végétation ligneuse, ce taux d'ingestion, principalement déterminé par la taille de la mâchoire et donc le gabarit de l'animal, peut être amélioré par un broutage regroupé sur la canopée (Shipley, L. A. *et al.*, 1999).

- Défenses physiques

Les épines des arbres (longues ou courtes, droites ou recourbées, simples ou multiples) constituent des défenses morphologiques caractéristiques de chaque espèce de ligneux dont la densité au sein de la canopée peut varier selon l'âge de la plante et la pression d'herbivorie qui lui est imposée (Milewski, A. V. *et al.*, 1991). Elles réduisent l'accessibilité de la végétation et nombreuses sont les preuves de leur impact négatif sur le comportement alimentaire de l'herbivore (Cooper, S. M. & Owen-Smith, N., 1986).

Cependant, l'efficacité de ces défenses n'est pas absolue mais dépend de la disponibilité des autres ressources pour l'herbivore (Belovsky, G. E. & Schmitz, O. J., 1994).

- Modification de l'environnement par le groupe

La présence des autres herbivores peut également modifier l'attractivité de la végétation. Ainsi, la répugnance des herbivores vis-à-vis d'une végétation souillée par les déjections d'autres animaux réduira leur attraction pour un couvert même riche en azote (Hutchings, M. R. *et al.*, 1999)

2*3. Stratégies alimentaires

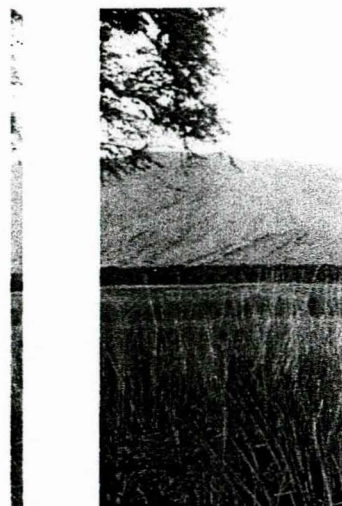
2*3-1 Facteurs déterminants la stratégie alimentaire

La stratégie alimentaire adoptée par l'herbivore dépend donc de son métabolisme (besoins et efficacité d'utilisation des ressources) et des caractéristiques de la végétation (appétence, quantité et accessibilité) (Ungar, E. D. & Noy-Meir, I., 1988). Son comportement semble dépendre avant tout de l'équilibre entre l'ingestion d'un maximum d'énergie et la réduction à un minimum du temps alloué à la nutrition (Bergman, C. M. *et al.*, 2001, Hassal, M. *et al.*, 2001). Mais l'herbivore est également capable d'apprentissage et il peut notamment détecter des défenses chimiques telles que les tannins (Provenza, F. D., 1995) et adopter des comportements d'évitement (Provenza, F. D. *et al.*, 1990)

2*3-2 Interface herbivore-plante : la bouchée

Facteur limitant de la stratégie alimentaire pour tout herbivore, la taille de la bouchée est directement liée à la morphologie buccale de l'animal et détermine notamment le comportement brouteur ou pousseur (Gordon, I. J. & Illius, A. W., 1988). Mais la taille de la bouchée dépend également de la végétation. Elle peut varier selon la morphologie du couvert qu'il soit herbacé (Flores, E. R. *et al.*, 1993) ou qu'il s'agisse de la canopée d'arbres ou d'arbustes (Shipley et Spalinger, 1992).

Le rôle prépondérant de la bouchée dans la définition du taux instantané d'ingestion et donc dans la détermination du comportement alimentaire de l'herbivore est à l'origine de l'intérêt porté dans ce travail à l'impact de la bouchée sur la végétation et à la qualité de cette bouchée pour l'herbivore. L'impact de l'herbivorie sur la morphologie et le fonctionnement de la plante est en effet dépendant de la taille de la bouchée et du type d'organes végétaux qu'elle concerne. La hauteur de coupe des herbacées comme le choix du bourgeon apical, plus accessible, en sont deux illustrations. Quant aux conséquences de l'herbivorie sur le fonctionnement des écosystèmes de savane, c'est également la qualité et la quantité de la bouchée qui détermineront en partie l'intérêt qu'aura l'herbivore à revenir sur le même lieu.



La végétation

3* LA VEGETATION

3*1 Impact de l'herbivorie sur la végétation

Dans les systèmes herbacés, arbustifs, mixtes ou forestiers, l'impact des herbivores sur le fonctionnement de la végétation a tout d'abord été considéré comme négatif. Le prélèvement de biomasse épigée, en totalité ou en partie, constitue une perte pour la plante qu'elle doit remplacer alors qu'elle est endommagée. Après le passage de l'herbivore, l'herbacée a une biomasse moindre pour assurer sa photosynthèse et sa croissance. De même, en consommant les bourgeons et les feuilles les plus accessibles, c'est à dire ceux de la canopée, l'herbivore retire à l'arbre une partie des organes essentiels à sa photosynthèse et à sa croissance (Crawley, M. J., 1983).

Si la pression d'herbivorie est trop importante (consommation de biomasse trop élevée ou trop fréquente) la plante ne peut pas compenser entièrement ces pertes et la production primaire du couvert diminue. A l'extrême, lors de surpâturage, les capacités métaboliques de maintien et croissance de la plante sont dépassées et la production primaire diminue de façon irréversible (Boudet, G., 1984).

Cependant, si la pression d'herbivorie est faible à modérée, le couvert herbacé ou arbustif garde sa capacité de rétablir la croissance végétale et la production primaire peut être maintenue telle qu'elle était avant le passage de l'herbivore (McNaughton, S. J. *et al.*, 1983).

3*2 Ressources clés pour la plante

3*2-1 Lumière

La lumière est un facteur déterminant pour la photosynthèse des plantes. L'accès de la plante à cette lumière est corrélé à l'ensemble de la surface des feuilles (surface foliaire) dont elle dispose pour intercepter le Rayonnement Photosynthétiquement Actif (PAR). Plus la surface foliaire est élevée, plus la quantité de rayonnement capté peut être importante et meilleure sera la photosynthèse (Ceulemans, R. J. & Saugier, B., 1991). Pour le couvert herbacé comme pour la canopée des arbres, l'interception du PAR dépend donc indirectement de la biomasse foliaire. Le prélèvement par l'herbivore d'une partie de la végétation accessible réduit la surface foliaire, la quantité de PAR interceptée et met donc en péril les capacités photosynthétiques de la plante.

Cependant, au fur et à mesure de la croissance du couvert, touffe d'herbacée ou canopée, l'auto-ombrage des feuilles augmente et l'accès au PAR des jeunes feuilles ou bourgeons s'en trouve réduit. C'est le cas en particulier des touffes d'herbes dans lesquelles les jeunes feuilles, situées à la base, reçoivent moins de lumière. En prélevant une partie de la plante, l'herbivore modifie l'architecture de la touffe (Flores, Laca et al., 1993) ou celle de la canopée (Danell, K. *et al.*, 1994) et peut, selon les modalités de son herbivorie, diminuer cet auto-ombrage. La quantité de biomasse épigée et donc *a priori* la surface globale de feuilles seront plus faibles mais la quantité de rayonnement intercepté par unité de surface foliaire pourrait en revanche être améliorée. Ainsi les expériences de terrain dans la Pampa (Argentine) montrent que l'intensité du PAR par unité de surface foliaire est triplée sur les groupes d'herbacées pâturées par rapport aux témoins (Semmartin, M. & Oesterheld, M., 2001).

La production primaire de la plante pâturée ou broutée dépend donc de l'importance relative de la réduction de sa surface foliaire et de l'augmentation de la quantité d'énergie lumineuse captée par la biomasse épigée restante.

3*2-2 Eau

Le statut hydrique de la végétation détermine en tout premier lieu sa survie. Il dépend de nombreux paramètres : contenu en eau du sol, capacité de prélèvement de l'eau par la plante et évapotranspiration du système sol-plante.

La disponibilité de l'eau pour la plante est avant tout déterminée par la quantité d'eau dans le sol. Celle-ci dépend pour l'essentiel de l'interception de la pluie par la végétation, de l'intensité du ruissellement et de l'infiltration. Ces trois processus sont modifiés par l'état de la couverture végétale, en particulier herbacée. Les herbivores modifient le statut hydrique du sol puisqu'une moindre biomasse épigée diminue l'interception de la pluie, peut augmenter le ruissellement et réduire l'infiltration abaissant ainsi l'humidité du sol sous le couvert (Joffre, R. & Rambal, S., 1993).

Les besoins en eau de la plante dépendent en tout premier lieu de sa biomasse (Oren, R. *et al.*, 1999). La réduction de la surface foliaire (surface transpirante) par l'herbivorie diminue les pertes en eau de la plante et donc ses besoins. Dans cette optique, le statut hydrique de la plante tend donc à s'améliorer. Cependant, en réaction au prélèvement par l'herbivore, le métabolisme de la plante augmente et notamment sa photosynthèse. L'accroissement de la conductance stomatique qui l'accompagne, afin d'absorber plus de CO₂, accroît la transpiration par unité de surface foliaire et diminue le statut hydrique de la plante. La demande en eau de la végétation sera donc augmentée ou diminuée après le passage de l'herbivore en fonction du bilan de ces effets contradictoires de l'herbivorie sur son statut hydrique. Lorsque le bilan est positif, l'herbivorie réduit la sensibilité de la plante au stress hydrique (Simoes, M. & Baruch, Z., 1991) qui peut alors augmenter la conductance stomatique sans que la transpiration qui lui est associée ne soit préjudiciable. L'absorption de CO₂ est donc améliorée et la photosynthèse accrue.

Enfin, la quantité d'eau prélevée par la plante dépend de sa biomasse hypogée. L'herbivorie, par la consommation d'une partie au moins de la biomasse épigée et les nombreuses modifications de fonctionnement de la plante qu'elle entraîne, peut perturber l'investissement de la plante dans la croissance des racines. En réponse au prélèvement de

biomasse épigée d'un couvert herbacé, certains auteurs ont mis en évidence une diminution de la croissance racinaire (Jameson, D. A., 1963) alors que d'autres ont montré l'augmentation de la biomasse racinaire (Van der Maarel, E. & Titlyanova, A., 1989).

3*2-3 Nutriments : l'azote en particulier

Le statut minéral de la plante dépend principalement de la disponibilité des nutriments du sol mais également de la capacité de prélèvement de la plante et de ses besoins.

Pour la plante, l'accès aux nutriments est avant tout déterminé par la quantité et la qualité des nutriments qui sont disponibles dans le sol. L'azote est un des principaux nutriments essentiels pour les végétaux, comme pour les animaux. Nombreuses sont les études qui, s'intéressant aux relations plantes-sol ou herbivores-plantes, prennent l'azote comme nutriment de référence. Dans ce travail, c'est également l'azote qui sera pris en compte. L'herbivore intervient dans le cycle de l'azote (Ruess, R. W. & McNaughton, S. J., 1987). Par ses déjections, il apporte immédiatement de l'azote plus facilement accessible aux plantes que celui de la litière (McNaughton, S. J. *et al.*, 1988). Mais il peut également augmenter les pertes en azote de l'écosystème par volatilisation de l'azote de ses urines (Schimel, D. S. *et al.*, 1987). L'augmentation de la quantité disponible d'azote dans le sol favorise la croissance de la végétation en réponse à l'herbivorie comme l'ont démontré les expériences d'apport de fertilisant dans des systèmes pâturés (Maschinski, J. & Whitham, T. G., 1989). La qualité de l'azote disponible dans le sol pour la plante est également importante et les quantités respectives d'ammonium et de nitrate conditionnent la croissance de la végétation (Ruess, R. W. *et al.*, 1983). Or des analyses de laboratoire des sols de prairies plus ou moins pâturées, révèlent une différence de qualité selon la pression d'herbivorie. Lors de pression importante, la minéralisation de l'azote est accrue et son immobilisation réduite (Holland, E. A. & Detling, J. K., 1990). Ces modifications auraient pour origine la diminution de l'apport dans le sol de carbone par les racines suite à la réduction de la biomasse racinaire des herbes pâturées.

Le prélèvement des nutriments est également déterminé par la quantité de racines. L'impact de l'herbivorie sur la masse racinaire est encore sujette à controverse (Jameson, D. A., 1963, Van der Maarel et Titlyanova, 1989, Holland, E. A. *et al.*, 1992). De plus l'efficacité de prélèvement des racines peut être modifiée par l'herbivorie. Par exemple, le prélèvement racinaire d'une herbacée, *Kyllinga nervosa*, est augmenté de façon substantielle après la coupe (+ 77 % (Ruess, R. W., 1984)).

Le prélèvement des nutriments est également conditionné par le statut hydrique du sol (Holland et Detling, 1990). L'humidité du sol doit être suffisante pour permettre l'activité minéralisatrice des micro-organismes du sol et le prélèvement d'azote par la plante. Comme cela a été évoqué précédemment, la présence des herbivores peut modifier le statut hydrique du sol.

Enfin, le prélèvement d'azote dépend des besoins de la plante. Les besoins en azote d'une végétation quelconque varient selon l'âge de celle-ci. Une plante jeune aura des besoins supérieurs par unité de biomasse à ceux d'une plante plus âgée (Field, C. & Mooney, H. A., 1983). L'herbivore, en réduisant la biomasse et en stimulant la croissance de la végétation, permet un rajeunissement global de la plante (augmentation de la proportion de jeunes feuilles d'une touffe et des feuilles ou bourgeons de la canopée de l'arbre). Il correspond à une augmentation la concentration en azote des feuilles (Coughenour, M. B. *et al.*, 1985). La photosynthèse, qui dépend en partie de la teneur en azote (Caldwell, M. M. *et al.*, 1981) est donc favorisée par l'herbivorie pour les herbacées pâturées (Wallace, L. L. *et al.*, 1984) comme pour les pousses de la branche broutée (du Toit, J. T. *et al.*, 1990).

Le bilan d'une biomasse réduite, dont les besoins sont également réduits, et d'une végétation plus jeune et donc plus riche en nutriments détermine les besoins de la plante en partie consommée. En réponse à l'herbivorie, la plante investit dans la croissance foliaire en modifiant l'allocation épigée-hypogée qui se fait alors aux dépens de la biomasse racinaire. Cette modification d'allocation permet de conserver le même rapport épigé-hypogé et les besoins de la biomasse épigée restante peuvent alors être comblés par une masse racinaire réduite (Georgiadis, N. J. *et al.*, 1989). De plus, l'efficacité de prélèvement des racines peut

être augmentée en réponse à l'herbivorie, permettant un apport important de nutriments malgré une biomasse racinaire réduite (Ruess, McNaughton et al., 1983).

3*3 Autres facteurs importants

3*3-1 Espèces végétales considérées

Selon les espèces considérées, la défoliation peut stimuler ou non la production primaire. Ainsi, la croissance et l'appétence de la canopée d'*Acacia nigrescens* sont meilleures après broutage alors qu'aucune modification n'est notée dans le cas d'*Acacia tortilis* (du Toit, Bryant et al., 1990)).

La tolérance du couvert herbacé au prélèvement par l'herbivore (McNaughton, S. J., 1985) (Ruess, R. W., 1988), comme celle des arbres, peut parfois être expliquée par la co-évolution du couple herbivore-plante (Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A., 1999). Ainsi, *Hyparrhenia rufa*, graminée africaine pâturée depuis le Miocène, compense la défoliation contrairement à *Trachypogon plumosus*, des savanes américaines où l'herbivorie n'est apparue que depuis 10 000 ans (Simoes et Baruch, 1991).

3*3-2 Physiologie propre de l'espèce végétale

L'âge de l'arbre (Brooks, R. & Owen-Smith, N., 1994) et son type de croissance déterminent sa capacité de réponse au broutage. Dans le cas des arbres qui possèdent des défenses, physiques et/ou chimiques, celles-ci sont limitées par les ressources disponibles (Coley, P. D. et al., 1985). Il existe alors un trade off entre l'allocation des ressources à la croissance ou à la défense pour l'arbre brouté (Herms, D. A. & Mattson, W. J., 1992)).

3*3-3 Modalités de prélèvements par l'herbivore

L'impact de l'intensité (hauteur de coupe) et de la fréquence de l'herbivorie sur le couvert herbacé a été démontré dans la plupart des expériences menées sur les herbacées

en systèmes contrôlés (cultures en pot ou en solution, coupées manuellement) au cours desquelles différentes hauteurs de coupes et/ou différentes fréquences de coupe ont été pratiquées (Wallace, McNaughton et al., 1984, Coughenour, Mc Naughton et al., 1985). Il en est de même pour le couvert arbustif (Teague, W. R., 1989, Collin, P. *et al.*, 2000).

L'impact du prélèvement selon son type, défoliation (prélèvement feuille par feuille) ou broutage des pousses (coupe de l'extrémité du rameau), a été démontré par la différence de réponse de la végétation. La production de feuilles augmente en réponse à la défoliation alors que la coupe stimule la croissance des bourgeons axillaires (Gadd, M. E. *et al.*, 2001).

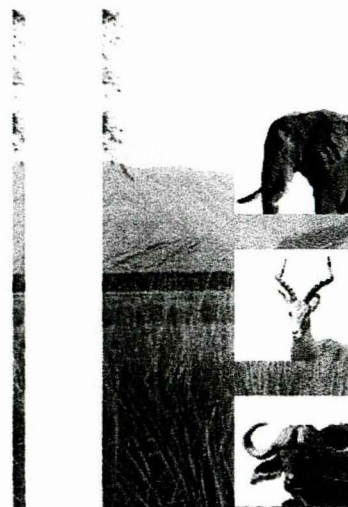
L'optimisation de la production primaire n'est généralement démontrée que lors d'une pression d'herbivorie modérée dans les pâturages (Georgiadis, Ruess et al., 1989). De même, l'amélioration de la production primaire et/ou de l'appétence de la canopée est fortement déterminée par les caractéristiques de l'herbivorie et fut décrite lors de pression d'herbivorie modérée (Oba, G., 1998).

3*3-4 L'écosystème

Si la réponse du couvert à l'herbivorie dépend de sa composition spécifique, le passé récent de la pâture est également un paramètre important. Ainsi, la production des graminées d'une prairie habituellement pâturée est supérieure lorsque les herbivores ont été retirés l'année précédente. L'année de repos de la pâture permet en effet à la végétation de préserver et d'augmenter les réserves qui lui permettront l'année suivante de maintenir, en réponse à l'herbivorie, une production primaire supérieure (Turner, C. L. *et al.*, 1993).

Les caractéristiques propres de l'écosystème considéré telles que le climat, la végétation environnante (herbes, arbres) et les caractéristiques du sol, conditionnent également la réponse de la végétation à l'herbivorie. Ainsi dans les savanes africaines, le feu est un paramètre important qui influence également la composition floristique et la production primaire du couvert (Belsky, A. J., 1992, Roques, K. G. *et al.*, 2001). Il a été démontré que la présence des herbivores modifie l'impact du feu (Hobbs, N. T., 1996), par exemple en

réduisant, par leur consommation de la végétation et leur recyclage des nutriments, les pertes pour l'écosystème lors du feu (de Mazancourt, C. *et al.*, 1999).



**Couvert végétal et
grands herbivores**

4* COUVERT VEGETAL et GRANDS HERBIVORES

L'ensemble des effets directs et indirects que l'herbivore peut avoir sur la végétation, conditionne la qualité et la quantité de la végétation résiduelle et/ou de la repousse.

Ainsi un effet globalement négatif tel que celui dû à une réduction drastique de la biomasse ne permet pas la repousse du couvert (surpâturage) tout comme une stimulation des défenses chimiques ou physiques d'un arbre par le broutage limite sa capacité de croissance.

Mais la somme des différents effets de l'herbivore sur le fonctionnement complexe de la végétation peut aussi être positive sous certaines conditions pour les couverts herbacés ou ligneux soumis à l'herbivorie (HOH).

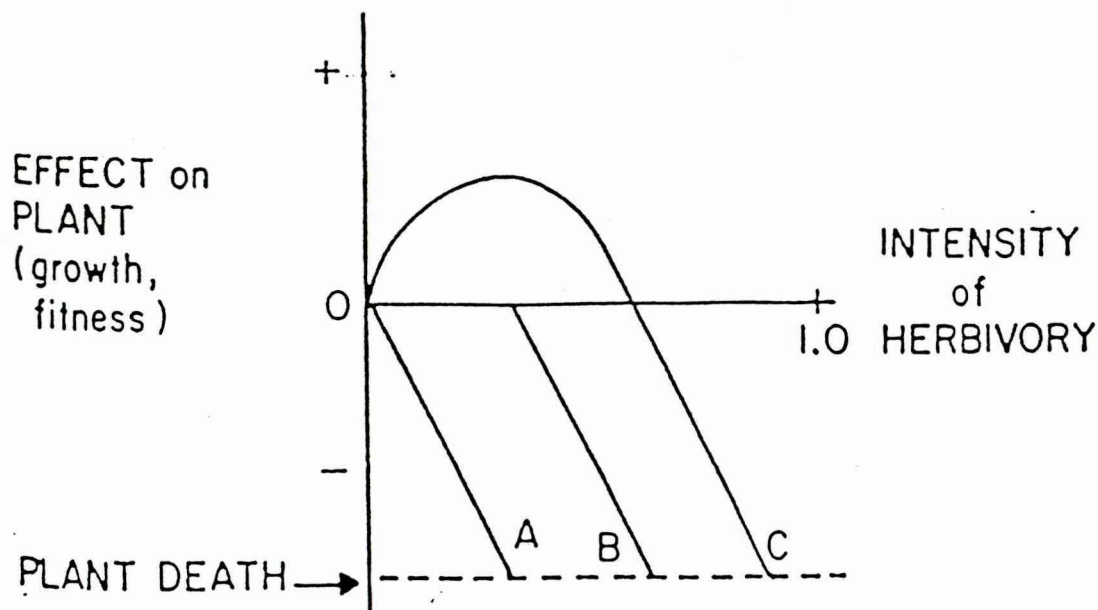
4*1 Bilan globalement positif : l'HOH

4*1-1 Concept

En 1979, l'hypothèse d'optimisation par l'herbivorie (HOH) présentée par Mc Naughton apporte un nouveau point de vue. Non seulement les herbacées sont capables de compenser la prise de biomasse par l'herbivore mais, pour un certain niveau de prélèvement de biomasse, la production primaire pourrait être accrue. Il y aurait alors surcompensation de la production primaire nette (NPP) (McNaughton, S. J., 1979) : la NPP serait « optimisée » en présence d'une pression d'herbivorie modérée :

« moderate grazing stimulated productivity up to twice the levels in ungrazed control plots »

Reprenant, à l'aide d'un schéma, différentes alternatives selon lesquelles l'herbivore peut affecter la croissance de la plante, McNaughton présente son hypothèse d'optimisation (McNaughton, S. J., 1983).



A : Diminution de la croissance des plantes à mesure que l'intensité d'herbivorie augmente.

B : Capacité de compensation des plantes jusqu'à un certain seuil d'herbivorie.

C : Augmentation de la croissance jusqu'à un seuil modéré d'herbivorie puis déclin.

Néanmoins cette surcompensation de la NPP du couvert herbacé a donné lieu à de nombreuses controverses. Du point de vue de l'écologie évolutive en particulier, l'intérêt pour un herbivore à prélever une part de la végétation « pour » améliorer la qualité du couvert est concevable, mais l'intérêt d'une plante à être consommée est très discuté. Même si l'herbivore, par son prélèvement, lui permet d'être plus compétitive par rapport aux autres, un tel « rajeunissement » met en cause la reproduction et donc la pérennité de l'espèce (Belsky, A. J., 1986).

Sans entrer dans ces considérations évolutives et en restant au sein de l'écologie fonctionnelle, une question demeure : est-il vraiment possible pour l'herbivore d'améliorer sa ressource ? Des études complémentaires et contradictoires ont depuis quelques années alimenté le débat de l'optimisation de la production primaire d'un couvert herbacé lors de pression d'herbivorie modérée.

4*1-2 Implications pour l'herbivore

L'impact positif de l'herbivorie sur le couvert végétal sous-entend un maintien ou une augmentation de la quantité et/ou de la qualité de la végétation à disposition pour l'animal.

La conservation ou l'augmentation de la production primaire d'un couvert herbacé plus jeune, et donc plus riche en nutriments que ceux non broutés alentour, encourage l'herbivore à rester ou repasser sur la pâture déjà pâturée. De même, des bourgeons plus jeunes, plus riches en azote et sans augmentation des défenses (physiques ou chimiques) dans la canopée d'un arbre, encourage l'herbivore à revenir brouter le même arbuste voire la même branche.

L'augmentation de la production primaire du couvert considéré comme le maintien, voire l'amélioration de sa qualité en réponse à l'herbivorie, conditionne le comportement alimentaire des herbivores qui vont passer dans les jours, les mois ou les saisons suivantes. L'HOH a donc des implications sur le comportement alimentaire de l'herbivore et conditionne ainsi en partie l'évolution de l'écosystème considéré.

4*1-3 Implications de l'herbivorie pour l'écosystème

Le séjour de l'herbivore dans un écosystème donné modifie la structure du sol et sa composition. Il participe au recyclage des nutriments par le prélèvement de biomasse (diminution de la litière potentielle) et le relargage de nutriments plus facilement accessibles par la plante, en particulier pour l'azote (Schuman, G. E. *et al.*, 1999) (Molvar, E. M. *et al.*, 1993). Il modifie ainsi la quantité de matière organique du sol disponible pour les plantes directement et indirectement par modification du statut hydrique du sol (Ford, M. A. & Grace, J. B., 1998). La présence de l'animal perturbe également l'activité des micro-organismes dans le sol (Mikola, J. *et al.*, 2001)).

La présence des herbivores, qu'ils soient pisseurs, brouteurs ou consommateurs mixtes, influence la dynamique de population de la végétation consommée (Tiver, F. & Andrew, M. H., 1997, Hunt, L. P., 2001) et par voie de conséquence, de la végétation concurrente. Ainsi elle peut modifier la compétition entre espèces de la même strate végétale (Zamora, R. *et al.*, 2001) voire entre strates herbacée/arbustive (Skarpe, C., 1990, Bryant, Provenza *et al.*, 1991, Scott, D. *et al.*, 2000).

4*2 L'HOH démontrée au Serengeti et ailleurs

4*2-1 Couverts herbacés

Des observations de terrain sont à l'origine de l'énoncé de l'hypothèse d'optimisation par les herbivores (HOH) dans la région du Serengeti-Mara, savane à sol riche en nutriments, fortement pâturé, et considérée comme le dernier site au monde ayant une forte concentration de grands mammifères sauvages. Complétées par des expériences de laboratoire, elles permirent à McNaughton d'affirmer qu'il pouvait y avoir sur-compensation de la production primaire du couvert herbacé dans le cas d'herbivorie modérée (McNaughton, 1979).

De nombreuses autres études de terrain, expériences et modélisations ont, depuis, mis en lumière l'importance relative 1) des paramètres de la plante (sa physiologie, taux de photosynthèse ou réserves de carbohydrates, et sa morphologie, régénération des méristèmes apicaux) selon le type de prélèvement par l'herbivore, 2) des paramètres de l'environnement (notamment le climat) et 3) des modifications directes (prélèvement d'une partie de la biomasse) ou indirectes, comme l'accélération du recyclage des nutriments, dues aux herbivores et qui ensemble conditionnent l'HOH (Coughenour, M. B. *et al.*, 1984a, Coughenour, M. B. *et al.*, 1984b).

Des études comparables furent menées sur d'autres écosystèmes pâturés par des grands herbivores qui, du point de vue du fonctionnement des écosystèmes considérés, renforçèrent l'HOH. Aux Etats-Unis, l'étude de l'impact des migrations de grands ongulés sur la production primaire du couvert végétal dans le Parc du Yellowstone (Frank, D. A. & McNaughton, S. J., 1993) ainsi que les expériences développées dans les grandes prairies du Kansas, ont montré que la production primaire augmentait après herbivorie et souligné l'importance de l'accumulation de réserves par les plantes entre les différents épisodes d'herbivorie pour obtenir un tel effet positif (Turner, Seastedt *et al.*, 1993). Dans le nord du Canada, sur le site de La Pérouse, l'augmentation de la production primaire a également été

constatée pour une herbivorie faible à modérée des oies et il a été prouvé qu'elle était fortement dépendante de l'apport en nutriments par les déjections des herbivores (Hik, D. S. & Jefferies, R. L., 1990). Dans d'autres écosystèmes et notamment en Argentine (Semmartin et Oesterheld, 2001) et en Angleterre (Edward, G. R. *et al.*, 2000), la défoliation par les herbivores entraîne une augmentation de la production primaire des pâturages étudiés (Semmartin, M. & Oesterheld, M., 1996).

4*2-2 Couverts arbustifs

Si on considère la canopée des arbres ou arbustes comme un couvert végétal similaire à un couvert herbacé, différentes observations et expériences ont suggéré un impact globalement positif des herbivores brouteurs sur la production primaire, voire sur l'appétence du feuillage (non-augmentation ou réduction des défenses chimiques et/ou physiques) dans différents écosystèmes.

Les travaux effectués en milieu tempéré sur *Betula pendula* ont montré l'impact positif d'une pression d'herbivorie modérée (notamment par les élans) sur la canopée par une diminution du rapport C/N (augmentation de la teneur relative en azote) et de la concentration des composés secondaires (Danell, K. & Huss-Danell, K., 1985). Différentes études portant sur les variations des teneurs en azote et en composés phénoliques d'arbres décidus soulignent leur corrélation négative (Tuomi, J. *et al.*, 1990). En réponse au broutage, la croissance de jeunes feuilles et de rameaux, riches en azote, s'observe en même temps qu'une diminution des défenses chimiques de la canopée.

En savanes d'Afrique Australe, la canopée des *Acacia karoo*, épineux très appréciés des grands herbivores comme tous les *Acacia*, est capable de compenser un broutage modéré (Teague, W. R., 1985). De même, le broutage modéré des chèvres sur *Acacia tortilis* stimule la production de pousses (Oba, 1998). D'autres travaux encore, portant sur les modifications de la qualité de la canopée d'*Acacia nigrescens* en réponse à une forte pression de broutage, ont même montré une augmentation de la concentration en azote et une diminution de celle des tanins dans les repousses d'après broutage (du Toit, Bryant et

al., 1990). En outre, il a été mis en évidence une absence d'accroissement des défenses non seulement chimiques (tannins) mais également physiques (épines) lors du broutage simulé par la coupe d'*Acacia drepanolobium* ayant déjà connu des fortes pressions de broutage (Gadd, Young et al., 2001).

Les modifications de qualité et/ou une meilleure accessibilité des bourgeons après broutage quel que soit l'écosystème considéré (Danell, K. et al., 1985, du Toit, Bryant et al., 1990) peuvent encourager l'herbivore à revenir brouter sur le même arbre (Bergström, R., 1992, Danell, Bergström et al., 1994) et déterminer, en partie au moins, l'évolution du système herbivore-plante.

4*3 Limites à la généralisation de l'HOH

4*3-1 Couverts herbacés

Si les études citées précédemment prouvent l'existence d'une optimisation de la production primaire par l'herbivorie dans différents pâturages, d'autres travaux remettent en question la généralisation d'une telle hypothèse, que ce soit dans le même type d'écosystème ou dans d'autres systèmes herbivores-plantes (Milchunas, D. G. & Lauenroth, W. K., 1993).

Ainsi, au Serengeti, une étude à long terme, a permis de discuter l'impact potentiellement positif des herbivores sur le couvert herbacé : « Although herbivores may benefit certain plants by reducing competition or removing senescent tissue, no convincing evidence supports the theory that herbivory benefits grazed plants » (Belsky, 1986).

Dans les prairies américaines, des expériences en pots et chambres de cultures ont remis en question l'HOH sous une pression d'herbivorie modérée. Elles ont montré la réduction par défoliation de la production primaire de différentes graminées (Polley, H. W. & Detling, J. K., 1989). Le suivi de l'évolution de la production primaire d'une prairie mixte du Dakota, pâturée pendant huit ans, révèle l'effet négatif des herbivores lors de forte pression.

d'herbivorie : si la pression d'herbivorie est modérée, il n'y a pas surcompensation mais à peine compensation (Biondini, M. E. *et al.*, 1998). En Alaska, l'effet bénéfique du pâturage des oies est remis en question par la mise en évidence d'un effet nul de l'herbivorie tant sur la production primaire que sur la qualité de la pâture (Person, B. T. *et al.*, 1998). En Finlande, l'exclusion des herbivore du couvert herbacé est même présentée comme positive pour la production primaire de prairies naturellement pâturées (Virtanen, R., 2000).

4*3-2 Couverts arbustifs

Dans le cas des modifications de la canopée en réponse au broutage, les études prônant l'application potentielle de l'HOH sont actuellement remises en cause par d'autres travaux réalisés sur les mêmes écosystèmes ou espèces.

La défoliation de *Betula pendula* semble avoir des effets localisés et une augmentation de la teneur en composés secondaires accompagnée d'une diminution de la teneur en azote des feuilles a été observée (Tuomi, J. *et al.*, 1988). Sur ces mêmes arbres, la réduction de la dominance apicale lors de prélèvement du bourgeon peut expliquer un effet potentiellement positif des herbivores, mais la défoliation des rameaux a par contre un effet négatif en réduisant la croissance de la plante (Hjälten, J. *et al.*, 1993). Il existe une différence notable entre défoliation et coupe et, en outre, la localisation du prélèvement peut conditionner le sens de la réponse de la végétation à l'herbivorie. Ainsi, il a été prouvé que la compensation de la défoliation sera réduite s'il y a broutage des portions basales des branches (Lehtilä, K. *et al.*, 2000)

En savane, une augmentation de la biomasse des jeunes pousses, positive pour l'herbivore, peut cependant être associée à une augmentation de la biomasse d'épines (Gowda, J. H., 1997). Cet accroissement des défenses physiques, en réponse au broutage, sera donc limitante pour l'herbivorie (Cooper et Owen-Smith, 1986).

5* PLACE de ce TRAVAIL et OBJECTIFS

Les différentes études citées précédemment, qui montrent ou remettent en question l'existence d'un impact positif de l'herbivorie sur la végétation, participent à la polémique sur l'HOH du point de vue du fonctionnement de l'écosystème. Or, la revue de ces différents travaux révèle non pas l'opposition de leurs conclusions mais bien l'importance de quelques grands processus élémentaires du fonctionnement de la plante qui conditionnent sa réponse à l'herbivorie. Selon l'expression de la pression d'herbivorie et les mécanismes de réaction de la plante qui lui sont associés, les réponses du couvert seront différentes mais non contradictoires. La complexité de la réponse de la végétation, responsable du bilan positif, négatif ou neutre de l'herbivorie, a déjà été soulignée dans la littérature (Maschinski et Whitham, 1989).

5*1 Objectifs de ce travail

Que le couvert soit herbacé ou arbustif, la réponse « positive » de la végétation à l'herbivorie suggérée par l'HOH, repose sur un certain nombre de mécanismes physiologiques et démographiques qu'il importe d'identifier si l'on veut aboutir à un corps de connaissances généralisables sur les interactions herbivore-plante, à valeur prédictive.

Ce travail se plaçant dans l'optique de l'écologie fonctionnelle, on a cherché à identifier les implications fonctionnelles de l'HOH pour la végétation, l'herbivore et l'écosystème en étudiant différents systèmes, herbes- ou arbres-herbivores.

Cette étude, loin d'être exhaustive, se propose de répondre à quelques questions précises. La qualification et la quantification de certaines composantes de la réponse de la végétation, herbacée (Schéma 2) ou arbustive (Schéma 3), à l'herbivorie, permet d'estimer l'importance du prélèvement par l'animal (végétation prélevée, quantité et fréquence de prélèvement) et son impact sur la végétation. Différentes échelles spatiales (le couvert

herbacé, la touffe, le rameau ou l'arbre) et temporelles (quelques jours à quelques mois) ont été considérées au travers de trois grandes approches : la modélisation, la mise en place d'expériences en condition contrôlées ou encore des relevés de terrain.

5*2 Couvert herbacé

L'impact des herbivores sur la production primaire du couvert herbacée pourrait-il être positif dans une savane, la savane de Lamto (Côte d'Ivoire), peu pâturée où le nutriment indispensable pour les plantes qu'est l'azote est limitant ? Un tel écosystème permet en effet de tester non seulement l'impact de la coupe par l'herbivore mais encore celui de l'apport d'azote puisque ces deux paramètres peuvent y être facilement contrôlés. Une étude théorique par modélisation a suggéré que la présence des herbivores pourrait avoir un impact positif sur le fonctionnement de cette savane en permettant une conservation suffisante du nutriment limitant ; l'azote (de Mazancourt, Loreau et al., 1999). De nombreux travaux ayant été menés sur cet écosystème et en particulier sur le fonctionnement de la strate herbacée, il a été possible d'appréhender l'impact de l'herbivorie sur le couvert végétal grâce à un modèle de fonctionnement élaboré pour cette savane (Le Roux, X., 1995) et d'envisager ainsi les différents processus mis en œuvre dans la réponse de la végétation (Schéma 2).

S'appuyant sur ce modèle de fonctionnement, une première étude a permis de mettre en évidence les éléments-clés de la réaction de la plante à l'herbivore prédateur (Article 1 : Test de la théorie d'optimisation dans une savane pauvre par le biais de la modélisation). Ces conclusions ont ensuite été testées et approfondies par une expérience sur le terrain, en conditions contrôlées afin de discerner l'effet direct du prélèvement de végétation par l'herbivore (coupe) et l'effet indirect de son apport d'azote rapidement disponible pour les plantes (apport d'engrais azoté) (Article 2 : Vérification de la théorie d'optimisation dans une savane pauvre par le biais de l'expérimentation).

5*3 Couvert arbustif

La compréhension des processus mis en œuvre dans la réponse de l'arbre au broutage est encore limitée comparée à celle du couvert herbacé. Les modifications de fonctionnement de l'arbre dans son ensemble en réponse à l'herbivorie sont en effet difficiles à appréhender tout comme la réponse globale de la canopée. Il est cependant possible de s'intéresser aux modifications de qualité des bourgeons et feuilles accessibles pour l'herbivore brouteur, à l'échelle de l'arbre ou de la branche afin d'évaluer une potentielle optimisation du couvert arbustif par les herbivores. L'évolution de la quantité de végétation disponible pour l'herbivore et celle de sa qualité (concentration en nutriments et en composés carbonés secondaires) permettront ainsi d'appréhender le « risque » de re-broutage de la canopée par l'herbivore, à différentes échelles de temps et donc les conséquences pour le fonctionnement de l'écosystème considéré (Schéma 3).

En savane australe, nous avons cherché à identifier, en situation contrôlée, la réaction immédiate d'arbustes épineux très appréciés des grands herbivores. Cette réaction peut s'évaluer par les modifications de la qualité nutritive des feuilles et des pousses accessibles à l'herbivore, à l'extrémité de la branche (Article 3 : Impact à court terme du broutage à l'échelle du rameau). La branche est dans ce cas considérée comme partiellement autonome vis à vis de l'ensemble de l'arbre quant à sa réaction à l'herbivorie (Sprugel, D. G. *et al.*, 1991). Sur le même type d'arbustes et en savane fortement broutée, différents prélèvements ont permis d'évaluer les modifications de la qualité nutritive des bourgeons de la canopée en réponse au broutage la saison précédente afin d'estimer s'il y avait optimisation par l'herbivore et donc quel était l'intérêt pour l'herbivore de brouter, les jours ou les mois suivants sur le même site (Article 4 : Impact de la pression de broutage sur les repousses accessibles).

5*4 Facteurs-clés

Certains facteurs-clés déterminent l'impact de l'herbivorie sur le couvert végétal et notamment l'augmentation potentielle de la production primaire du couvert végétal lors d'herbivorie modérée. Outre le rôle de l'histoire du pâturage (Polley, H. W. & Detling, J. K., 1988) et l'importance de l'espèce végétale considérée (Simoes et Baruch, 1991), on retiendra l'importance pour la réaction de la végétation à la bouchée de l'herbivore :

- ✓ de l'accès à la lumière
- ✓ de l'accès à l'eau
- ✓ des nutriments disponibles (ici, l'azote)
- ✓ du rapport épigée/hypogée ou branche/arbre

(Schémas 2 et 3)

Schéma 2 : Interactions herbivore-couvert herbacé et ses conséquences

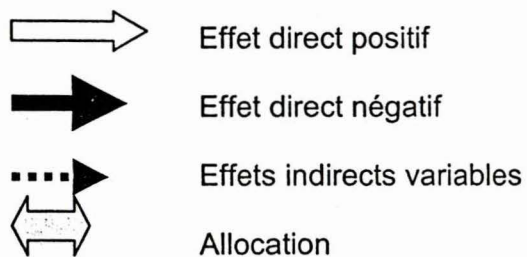
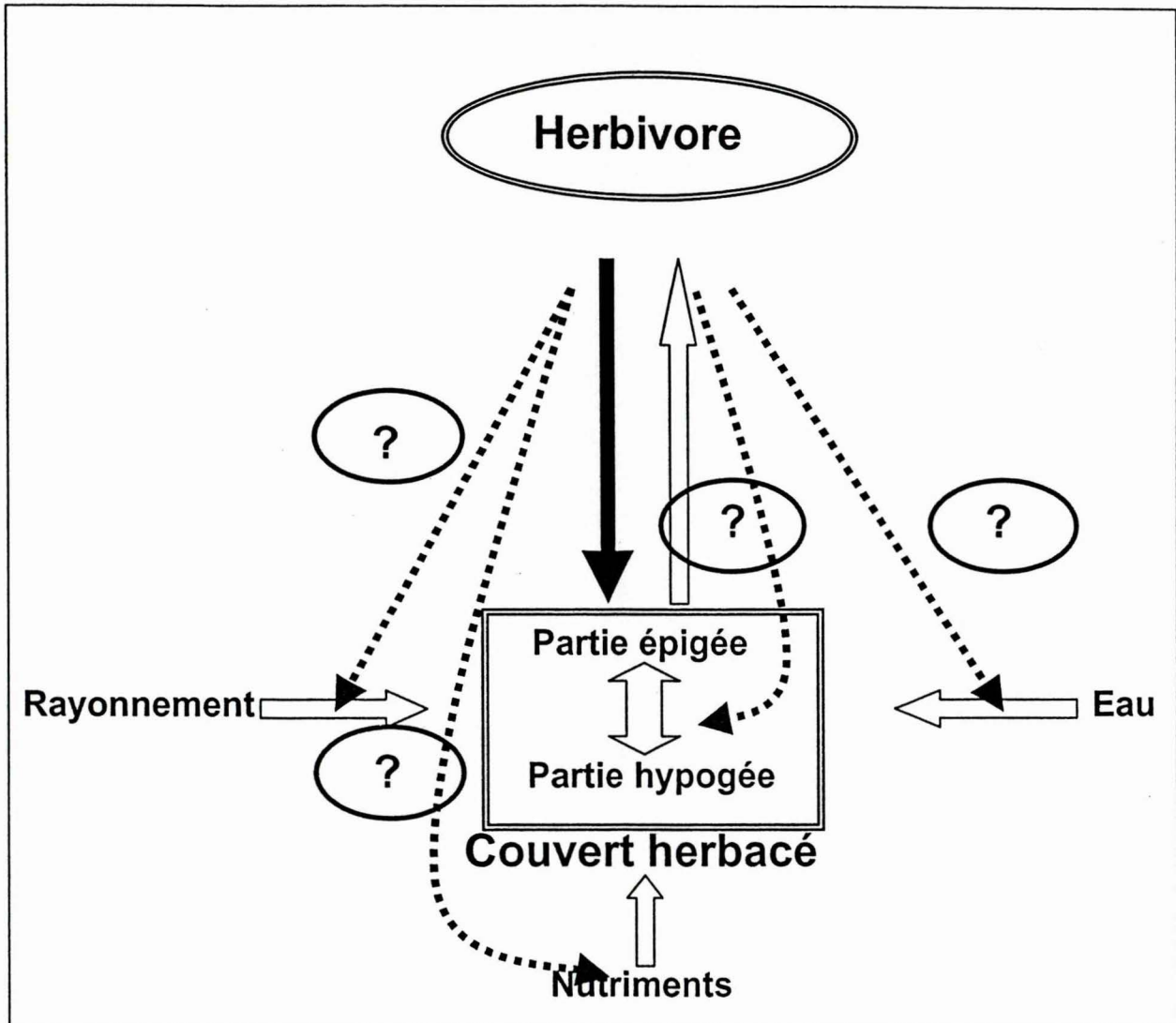
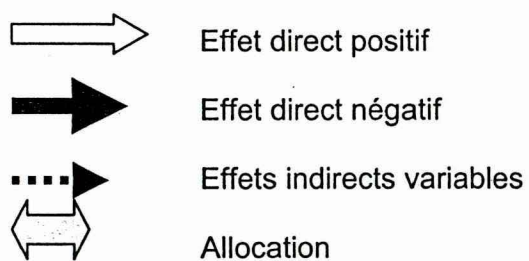
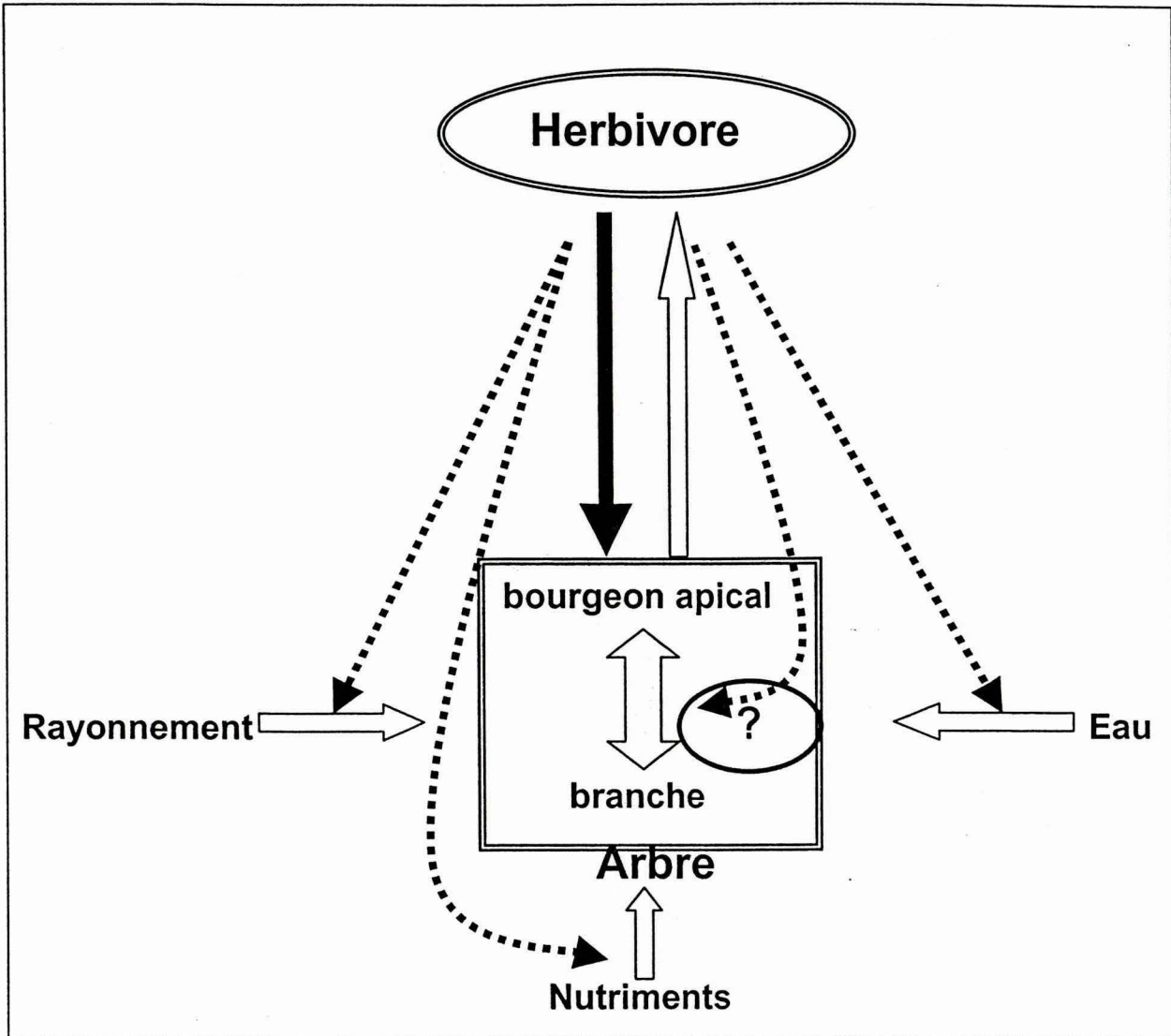
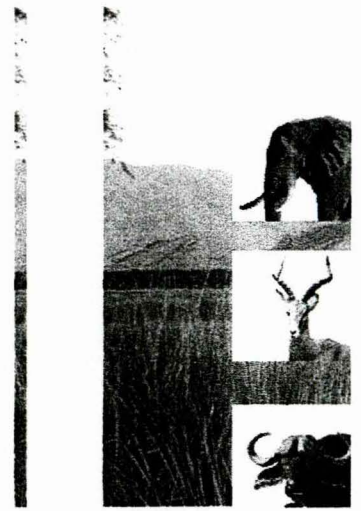


Schéma 3 : Interactions herbivore-couvert arbustif et ses conséquences





Articles

6* ARTICLES

6*1- Test de la théorie d'optimisation dans une savane pauvre par le biais de la modélisation

Article in press (Oecologia)

Problématique

La lumière, l'eau et les nutriments sont les trois ressources fondamentales à toute plante. Ils interviennent dans les nombreux processus fonctionnels qui contrôlent la production primaire nette de la végétation. L'HOH fut testée à différentes échelles de temps et d'espace par de nombreuses expériences contrôlant chacune de ces ressources considérées séparément ou en association. Cependant rares sont les approches associant les processus fonctionnels majeurs.

Dans cet article, on tentera de comprendre l'impact du pâturage sur la production végétale en simulant la réponse de la production primaire nette du couvert au prélèvement de végétation par l'herbivore. Un modèle de fonctionnement de la strate herbacée d'une savane africaine nous a permis 1) de quantifier l'importance relative des processus fonctionnels clés (modification de l'efficacité d'absorption de la lumière, réduction du stress hydrique, amélioration de la concentration en azote de la partie épigée et modification de l'allocation épigée-hypogée) dans la réponse de la production primaire nette à l'herbivorie et 2) de tester l'HOH sous différentes hypothèses, à l'échelle annuelle, pour un couvert de savane humide pauvre en azote (Lamto, Côte d'Ivoire).

Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grasslands?

LERICHE H.^{*}, LE ROUX X.[†], GIGNOUX J.^{*}, TUZET A.[♦], FRITZ H.[‡],
ABBADIE L.^{*} & LOREAU M.^{*}

^{}Laboratoire d'Ecologie ENS, UMR 7625 CNRS, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris, France; [†]U.A. Bioclimatologie-PIAF (INRA-Université Blaise Pascal), Site de Crouel, 234 av. du Brezet, 63039 Clermont-Ferrand Cedex 02, France; [‡]CNRS-CEBC, 79360 Beauvoir s/Niort, France; [♦]Unité de Bioclimatologie INRA, 78000 Thiverval Grignon, France*

Correspondence :

H. Leriche

KEYWORDS

Herbivory, Nitrogen, Overcompensation, Root/shoot allocation, Soil moisture

ABSTRACT

Grazing has traditionally been viewed as detrimental to plant growth, but it has been proposed that, under certain conditions, grazing may lead to compensatory or overcompensatory growth. However, comprehensive information on the relative role of the main functional processes controlling the response of net primary production (NPP) to grazing is still lacking. In this study, a modelling approach was used to quantify the relative importance of key functional processes in the response of annual canopy NPP to grazing for a West African humid grassland. The PEPSEE-grass model, that represents radiation absorption, NPP, water balance and carbon allocation, was used to compute total and aboveground NPP in response to grazing pressure. Representations of grazing and mineral nitrogen input to the canopy were simplified to focus on the vegetation processes implemented and their relative importance. Simulations were performed using a constant or resource-driven root/shoot allocation coefficient, and dependence or independence of conversion efficiency of absorbed light into dry matter on nitrogen availability. Main results are: (i) the response of NPP to grazing intensity emerged as a complex result of both positive and negative, direct and indirect, effects of biomass removal on light absorption efficiency, soil water availability, grass nitrogen status and productivity, and root/shoot allocation pattern; (ii) overcompensation was observed for aboveground NPP when assuming a nitrogen-dependent conversion efficiency and a resource-driven root/shoot allocation; (iii) the response of NPP to grazing was mainly controlled by the effect of plant nitrogen status on conversion efficiency and by the root/shoot allocation pattern, while the effects of improved water status and reduced light absorption were secondary.

INTRODUCTION

Beyond consumption of a given amount of the net primary production (NPP), herbivores may have major effects on ecosystem structure and function (e.g. McNaughton and Ruess 1988). Grazing, as a removal of living tissue, was originally considered detrimental to plants. Many authors have represented plant-herbivore interactions by predation-like relationships (e.g. (Crawley, 1983)) assuming that herbivory has a purely negative impact on plant growth. It is now recognised that grazing may be not detrimental, and even favourable for plants, in both an evolutionary (see (Owen, D. F. & Wiegert, R. G., 1976); and (Paige, K. N. & Whitham, T. G., 1987); but see (Belsky, A. J. *et al.*, 1993)) and functional sense.

From a functional point of view, both field and experimental results (e.g. McNaughton 1979-1983; (Cargill, S. M. & Jefferies, R. L., 1984, Hik et Jefferies, 1990) Biondini *et al.* 1998) and model simulations (e.g. (Hilbert, D. W. *et al.*, 1981)Dyer *et al.* 1986 ; (de Mazancourt, C. *et al.*, 1998)) showed that NPP can be maintained (compensatory growth) or stimulated (overcompensatory growth) in response to grazing. Some authors (McNaughton 1979 ; Hilbert *et al.* 1981 ; Hik *et al.* 1990) suggested that an optimal plant removal level should occur beyond which production is reduced. The ecological significance and generality of these findings were recently jeopardised by critical appraisals of published data (Belsky 1986-1987; Belsky *et al.* 1993): overcompensatory growth has only been demonstrated under growth chamber conditions or in cultivated crops (but see (McNaughton, S. J., 1986); Brown and Allen 1989; DeAngelis and Huston 1992 for further discussion).

Among the many functional processes controlling NPP that are affected by grazing (see McNaughton 1983b-c; Noy-Meir 1993), five major processes can be identified:

1. Modification of light availability: grazing decreases standing crop, light absorption efficiency and reduces self-shading, (Jameson, 1963).

2. Reduction of water loss and water stress: plant biomass reduction decreases canopy transpiration, reducing the intensity and duration of water stress for plants (Rauzi, F., 1963, Archer, S. & Detling, J. K., 1986).
3. Accelerated or regulated nutrient recycling: plant growth may be stimulated by an improved nutrient cycling induced by herbivory (Ruess 1984; Loreau 1995; McNaughton et al 1997; Frank and Groffman 1998; de Mazancourt et al. 1999) .
4. Biomass allocation: partial defoliation has a strong effect on the allocation of assimilates within the plant (e.g. Caldwell et al. 1981; Holland et al. 1992).
5. Photosynthetic rates can be increased in tissues remaining or produced after grazing (e.g. (Caldwell, Richards et al., 1981); Doescher et al. 1997).

In plant-herbivore studies, the effect of grazing strongly depends on the space and time scales considered (Brown and Allen 1989). In the short term (within a growing season), the response of NPP to grazing will be determined by complex interactions between processes 1-5. For instance, the availability of light, soil water and nutrients influence the patterns of carbon allocation between roots and shoots (e.g. (Davidson, R. L., 1969, Brouwer, R., 1983)), whereas availabilities of both nutrients and water controls photosynthetic rates. Predicting the effect of grazing on plant relative growth rate (RGR) under given environmental conditions implies accounting for these complex interactions. Furthermore, because NPP following grazing depends on both plant RGR and biomass, the occurrence of ecophysiological processes increasing RGR after grazing does not necessarily imply a positive response of NPP to grazing (Hilbert et al. 1981).

In the last decade, the grazing optimisation hypothesis applied to individual plants or canopies at the weekly to yearly time scale was tested through experiments controlling availability of light (McNaughton 1992), nutrients (Ruess, 1984) and water (Simoes et

Baruch, 1991, Paez, A. *et al.*, 1995), or both nutrient and water status (McNaughton 1983c). Apart a simulation model (Coughenour, M. B., 1984, Coughenour, McNaughton *et al.*, 1984a) using morphological and physiological features to assess the impact of grazing on grass production, comprehensive approaches coupling major functional processes are scarce. This is a major deterrent for understanding and generalising plant functional response to grazing.

Our objective was to improve understanding of the impact of grazing on vegetation production by simulating the response of grass NPP to plant biomass removal. We used a process-based model of African grasslands in order (1) to quantify the relative importance of key functional processes (changes in light absorption efficiency, reduction of water stress, improved canopy nitrogen status and ensuing productivity rate, changes in the pattern of root/shoot allocation) in the response of NPP to grazing, and particularly those that can lead to compensatory growth, and (2) to test the grazing optimisation hypothesis under different functional hypotheses at the canopy and annual scales for a nitrogen-poor humid grassland (Lamto, Ivory Coast).

MATERIAL and METHODS

Study site

Data were collected in the Guinea savannas of the Lamto reserve (6°13'N, 5°02'W) in Ivory Coast, characterised by a dense, tall grass layer with scattered trees and tree clumps (Menaut, J. C. & César, J., 1979). Annual precipitation averages 1,200 mm, and well-defined precipitation periods occur: a rainy season from February to November, interrupted by a short dry season in August, and a dry season in December and January. Temperatures are quite constant all year long (annual mean 27°C). Fires occur yearly in January.

Because of intense hunting pressure in the past decades, herbivore densities are low. The number of large grazers was found to increase recently due to hunting prohibition on the

reserve area: densities of antelope (e.g. 0.03 *Kobus kob* ha⁻¹) and buffalo (0.024 *Syncerus caffer nanus* ha⁻¹) both fall within the range of values found in protected areas in Western Africa (Fritz, H., 1997).

The study focused on tropical grasslands dominated by C₄ bunchgrass species of the genera *Hyparrhenia* and *Andropogon*. *Hyparrhenia diplandra* (Hack.) Stapf. was the dominant grass on the study site.

Model structure and assumptions

The PEPSEE-Grass model (Production, Evapotranspiration and Phenology in Savanna Ecosystems (Le Roux, 1995)) explicitly links seasonal variation in soil water availability to primary production in tropical grasslands. The model includes (i) a NPP/phenology module that simulates the seasonal courses of grass biomass and necromass, and corresponding green and dead leaf area indices (LAI), (ii) a water balance module that simulates changes of water availability in two soil layers, and (iii) a simple plant nitrogen balance module that uses soil nitrogen uptake by the canopy as an input (Fig. 1). The depth of the upper soil layer is defined so that this layer contains 90% of root mass. The depth of the deeper soil layer corresponds to the maximum rooting depth of the vegetation. LAI controls both primary productivity and evapotranspiration rate. Water availability modulates NPP, plant transpiration and leaf mortality. NPP is also controlled by the canopy nitrogen concentration. Root/shoot allocation is a function of both plant nutrient and soil water statuses. The model is run at a daily time step.

NPP module

The Monteith parametric model is used to simulate daily total primary production, TNPP ($\text{g m}^{-2} \text{ day}^{-1}$) (Monteith, J. L., 1972) :

$$TNPP = \varepsilon_c f_{APAR\text{-}green} \varepsilon_s R_s \quad (1)$$

where R_s is daily total downward solar radiation ($\text{MJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$), ε_s is the incident PAR (photosynthetically active radiation) to R_s ratio, $f_{APAR\text{-}green}$ is the fractional absorption of PAR by green leaves, and ε_c (the net production efficiency) is the ratio of TNPP to absorbed PAR ($\text{g dry matter MJ}^{-1} \text{ APAR}$). Total f_{APAR} (*i.e.* absorption by green plus dead matter) is estimated according to Goudrian's (1977) formulation :

$$f_{APAR} = 0.96 \{1 - \exp(-k_g a_g^{0.5} LAI_g - k_d a_d^{0.5} LAI_d)\} \quad (2)$$

where 0.96 is the asymptotic value of f_{APAR} for an infinitely thick canopy, k_g and k_d are PAR extinction coefficients for green and dead leaves, respectively, a_g and a_d are PAR absorbances of green and dead leaves, respectively, and LAI_g and LAI_d are green and dead LAIs. $f_{APAR\text{-}green}$ is obtained as :

$$f_{APAR\text{-}green} = \{1 + a_f LAI_d/LAI_t - b_f (LAI_d/LAI_t)^2\} f_{APAR} \quad (3)$$

where LAI_t is total LAI. When possible, coefficients of this empirical equation should be fitted from results obtained with a radiation transfer model that can account for the vertical structure of green and dead matter within the canopy at the study site (*e.g.* Le Roux et al. 1997). According to published data for tropical grasslands (Cruz 1995 ; (Le Roux, X. *et al.*, 1997)), ε_{cmax} is computed as a function of the actual above ground biomass nitrogen concentration (%N) :

$$\varepsilon_{cmax} = a.(\%N) + b \quad (4)$$

where a and b are parameters. The potential conversion efficiency (*i.e.* the maximum value of ε_{cmax}) is obtained when %N is maximum, *i.e.* when %N is that given by the potential nitrogen-biomass dilution curve (for instance 3.6% when biomass equals 100 g m^{-2} for C_4 grasses

according to Cruz, 1995). The actual conversion efficiency ε_c is a function of ε_{cmax} (i.e. for non limiting water availability) and water availability in the upper soil layer :

$$\text{if } W_{up} < W_{up-t} \quad \text{then } \varepsilon_c = \varepsilon_{cmax} (W_{up} - W_{up-wp}) / (W_{up-t} - W_{up-wp}) \quad (5)$$

$$\text{else } \varepsilon_c = \varepsilon_{cmax}$$

where W_{up} , W_{up-t} and W_{up-wp} are the actual, threshold and minimum (wilting point) values of water content in the upper soil layer. As PEPSEE-grass was designed to simulate tropical grasslands, temperature effect is neglected and only water and nitrogen stresses are assumed to restrict conversion efficiency. Other mineral deficiencies (e.g. phosphorus) are not considered.

The carbon allocation coefficient for roots (i.e. ratio of below ground to total primary production), η_r is computed according to a simple formulation (Landsberg, J. J. & Waring, R. H., 1997):

$$\eta_r = \alpha / \{1 + \beta (\varepsilon_c / \varepsilon_{pot})\} \quad (6)$$

where α and β are parameters. This formulation allows η_r to depend on the relative harshness of the growing conditions, defined by the ratio $\varepsilon_c / \varepsilon_{pot}$, where ε_{pot} is the potential ε_c (i.e. 3.31 g MJ⁻¹ for C₄ grass, Cruz 1995). Equation 6 reflects that the fraction of carbon allocated to roots increases when growing conditions deteriorate (e.g. drought or nutrient shortage) (Landsberg et Waring, 1997) and decreases under favourable conditions. This is an empirical surrogate of the functional equilibrium approach (e.g. (Brouwer, 1983)).

Daily aboveground production, $ANPP$ (g m⁻² day⁻¹), and daily belowground production, $BNPP$, are computed as:

$$BNPP = \eta_r TNPP \quad \text{and} \quad ANPP = (1 - \eta_r) TNPP \quad (7)$$

Variations in aboveground biomass, B , and necromass, N (g m⁻²), between days d and $d+1$ are simulated as:

$$B_{d+1} = B_d + ANPP - \Gamma_m B_d \quad (8)$$

$$N_{d+1} = N_d + \Gamma_m B_d - \Gamma_d N_d \quad (9)$$

where Γ_m is the daily rate of biomass mortality (day^{-1}), and Γ_d is the daily rate of necromass disappearance (day^{-1}). In contrast to conversion efficiency or evapotranspiration rate, canopy survival can be sustained by a sufficient water availability in the deeper soil layer. Biomass mortality is not zero even in conditions of sufficient soil moisture (Littleboy, M. & McKeon, G. M., 1997) and the daily rate of biomass mortality Γ_m is a linear function of water availability of the wettest soil layer. The daily rate of necromass disappearance Γ_d is assumed constant (Le Roux, 1995).

Green and dead LAIs are computed according to the stage-dependent green (SLA_g) and dead (SLA_d) specific leaf areas (in $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) observed at Lamto (Le Roux, 1995):

$$SLA_g = 128 - 62 * (1 - \exp(-0.0102 * B)) \quad (10)$$

$$SLA_d = 144.2$$

For burned savanna sites, biomass is initialised as 10 g m^{-2} after fire occurrence (Ciret, C. *et al.*, 1999). This value accounts for the root-to-shoot allocation observed after fire (Le Roux *et al.* 1997).

Evapotranspiration module

The evapotranspiration model (Tuzet *et al.* 1992) uses separate treatments of soil surface evaporation and vegetation transpiration (see appendix). Bare soil evaporation and canopy transpiration are first computed independently according to the Penman-Monteith approach. Then, actual evapotranspiration is computed as the sum of soil evaporation and canopy transpiration weighted by the fraction of net radiation intercepted by soil and green vegetation, respectively. The model was successfully tested against wheat and soya bean crops data (Tuzet, A. *et al.*, 1992).

Water balance module

Water stress occurs when water content is lower than a threshold value, W_{up-t} , in the upper layer. Under sufficient water availability, grasses withdraw 90% of the transpired water in the upper soil layer. During water shortage, the fraction of water withdrawn from the upper soil layer to the total amount of water transpired, E_{c-up}/E_c , depends on upper soil water availability:

$$E_{c-up}/E_c = 0.9 (W_{up} - W_{up-wp}) / (W_{up-t} - W_{up-wp}) \quad (11)$$

The remaining fraction of water is taken up in the deeper soil layer (E_{c-deep}). Variations of water content in the upper and deeper soil layers (W_{up} and W_{deep} , respectively) are computed as:

$$\Delta W_{up} = P - R - E_s - E_{c-up} - D_{up} \quad (12)$$

$$\Delta W_{deep} = D_{up} - E_{c-deep} - D_{deep} \quad (13)$$

where P is precipitation, R is surface runoff, and D_{up} and D_{deep} are drainage at the bottom of the upper and deeper soil layers, respectively. Drainage is assumed to occur when the water content of a soil layer is higher than its field capacity. R is computed as :

$$\text{if } P > P_0 \quad \text{then} \quad R = a_R (P - P_0) \quad \text{else } R = 0 \quad (14)$$

where P_0 is a threshold value of precipitation for runoff occurrence and a_R a parameter.

Plant nitrogen balance module

The seasonal course of the nitrogen concentration $\%N$ in aboveground biomass is computed by a simple nitrogen balance equation where nitrogen input corresponds to nitrogen uptake by the canopy, and nitrogen loss to biomass mortality. To model nitrogen reallocation from dying biomass to remaining green biomass, leaf nitrogen concentration decreases from $\%N$ to a lower value $\%N_d$ characterising dead leaves during leaf senescence (i.e. nitrogen losses are equal to $\Gamma_m B \ \%N_d$) (Abbadie, L., 1983). Given the absence of modules

representing soil nitrogen dynamics and nitrogen uptake by roots in the current version of the model, the seasonal course of mineral nitrogen uptake by the canopy was prescribed. Because our objective was to identify key driving processes rather than predict the actual response of Lamto grasslands to grazing and because this grassland is a steady state ecosystem where plant growth is nitrogen limited, the same seasonal course of nitrogen uptake by the canopy was prescribed for grazed and control treatments. No uptake occurs if nitrogen concentration in the biomass exceeds a maximum value determined by the optimal N dilution curve for C₄ grasses (Greenwood, D. J. *et al.*, 1990). This treatment of canopy nitrogen input is obviously very crude, but it was only used to test, by a sensitivity analysis, which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in West African humid grasslands.

The seasonal course of the nitrogen uptake by the aboveground parts in the no herbivore case during the year studied was computed by the nitrogen conservation equation applied to the grass canopy using (i) the observed seasonal courses of nitrogen concentration in necromass and biomass (Abbadie, 1983), (ii) the seasonal courses of biomass and necromass simulated in the control run, and (iii) the observed necromass disappearance rate. Without herbivore, computed values of the nitrogen taken up by the aboveground parts strongly increased at the beginning of the vegetation cycle (Fig. 2), peaked up to 0.01-0.015 g nitrogen m⁻² day⁻¹ during the rainy season and strongly decreased during the long dry season (after DOY 300). The annual total nitrogen uptake was 3.3 g.m⁻².

Herbivory module

In this study, herbivores are only considered as consumers, i.e. consequences of herbivory on the grass processes only result from herbivore “negative” effects. We expect

positive effects (e.g. acceleration of the nitrogen cycle) of herbivory to further enhance any positive impact of grazing on NPP simulated by our current model.

Because our main objective is to understand the key processes involved in the grass response to grazing, herbivores are modelled in a very rudimentary way. The impact of herbivores is simply represented by a daily rate of horizontally uniform biomass removal. The complex behaviour of herbivores is not considered. Herbivores are assumed to be tropical cattle (250 kg on average (Boudet, 1984)). Consumption is a function of grass nutritional quality (%N) and the same grazing intensity was applied throughout the year.

For low nitrogen concentration, digestion is mainly limited by the digestive capacity, the filling of the digestive track and the higher digestion time budget because of difficulty to access to nutrients and longer digestion time (O'Reagain, P. J. *et al.*, 1996). The consumption rate, C ($\text{kg day}^{-1} \text{ herbivore}^{-1}$), increases for increasing nitrogen concentration up to a threshold value of 1.04% nitrogen which corresponds to a digestible protein concentration of 25 g kg^{-1} . This value allows the grazers to fulfil their maintenance needs ($0.62 \text{ kg day}^{-1} \text{ herbivore}^{-1}$ (Boudet, 1984)). The threshold value of 1.04% nitrogen is consistent with field observations in tropical savannas (Scholes, R. J. & Walker, B. H., 1993). For nitrogen concentrations higher than 1.04% , the daily food intake, C , is considered constant

$$\begin{aligned} C &= \kappa \%N + \zeta && \text{if } \%N \leq 1.04\% \\ C &= \tau && \text{otherwise} \end{aligned} \quad (15)$$

Where κ , ζ and τ are parameters.

Herbivores are assumed to be unable to feed when grass height is lower than 20 mm (Illius, A. W. & Gordon, I. J., 1987), which corresponds to a threshold biomass value of 20 g m^{-2} for the Lamto savanna (Abbadie, L., 1990). For each time step, the daily consumption rate is determined according to the individual consumption rate and the herbivore density, H (ha^{-1}).

Simulations performed

The model was parameterised for Lamto grasslands (Table 1). Simulations were performed using climate data recorded at Lamto in 1991. Nine levels of grazing intensity (H from 0 to 4 ind. ha⁻¹) were tested. Due to the paucity of information on the response of two processes to grazing (changes in root/shoot allocation and changes in grass conversion efficiency due to changes in grass nitrogen status), simulations were performed (1) assuming either a dependence (equation 4) or independence ($\epsilon_{\text{cmax}} = 1.26 \text{ g MJ}^{-1}$) of maximum production efficiency on canopy nitrogen status, and (2) using either a constant ($\eta_r = 0.5$) or resource-driven (equation 6) root/shoot allocation coefficient.

RESULTS

Testing the four model versions without grazing

The four versions of the model adequately simulated the seasonal courses of grass canopy biomass and necromass (Fig. 3). When assuming a nitrogen-dependent conversion efficiency, primary productivity was higher at the beginning of the year and lower in the middle of the year than when assuming a constant conversion efficiency. This was due to a decrease in the simulated canopy nitrogen concentration along the year (not shown). Without grazing, the simulated seasonal courses of grass canopy biomass and necromass were only weakly affected by the pattern of root/shoot allocation (i.e. constant vs. resource-driven allocation).

Effect of grazing on grass biomass and NPP

Both the nitrogen dependency of conversion efficiency and the resource dependency of root/shoot allocation had a strong effect on the response of grass biomass, total and

aboveground production to grazing intensity (Fig. 4). Biomass decreased more quickly with a nitrogen-independent conversion efficiency. For a nitrogen-dependent conversion efficiency, biomass decreased more rapidly with a resource-independent allocation. The threshold value of 20 g m^{-2} was reached for $H=1.5 \text{ ind. ha}^{-1}$ with a nitrogen-independent conversion efficiency, $H = 3 \text{ ind. ha}^{-1}$ with a nitrogen-dependent conversion efficiency and a constant root/shoot allocation coefficient, and $H = 4 \text{ ind. ha}^{-1}$ with a nitrogen-dependent conversion efficiency and a resource-driven root/shoot allocation coefficient (Fig. 4 top).

In the nitrogen-independent conversion efficiency case, annual NPP decreased monotonically, and was only weakly affected by the pattern of root/shoot allocation (Fig. 4). In contrast, NPP largely compensated for moderate values of grazing intensity with a nitrogen-dependent conversion efficiency. The relative decrease in NPP in response to moderate grazing was low with a constant root/shoot allocation coefficient (-6% for total and aboveground NPP for $H=2 \text{ ind. ha}^{-1}$). With a resource driven root/shoot allocation coefficient, the relative decrease in total NPP was slightly lower while a slight overcompensation was observed for aboveground NPP (+5% for $H=3 \text{ ind. ha}^{-1}$).

With a resource-dependent allocation pattern, the root/shoot production ratio decreased with increasing grazing intensity (Fig. 4). The relative changes in the root/shoot production ratio was around -20% when NPP was maximised in the case of a nitrogen-dependent efficiency.

Simulated effects of grazing on light, water and nitrogen resource availability

Variations in the mean light absorption efficiency by green leaves $f_{\text{APAR-green}}$ in response to grazing intensity (Fig. 5) were essentially determined by the variations in grass biomass (Fig. 4). The annual value of $f_{\text{APAR-green}}$ decreased from ca. 0.4 in control runs down to 0.05 when the minimum grass biomass was reached. The annual value of the ratio of light

absorption by green parts to total light absorption by the canopy was influenced by grazing intensity (Fig.5) and increased from around 0.72 in control runs (for which the yearly necromass to biomass ratio was around 0.3, not shown) up to 1.0 when the threshold value of grass biomass was reached (necromass to biomass ratio close to zero). The grass SLA increased from $74 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ without herbivore to $116 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ for the maximum herbivory intensity (the increase in SLA was +14 % when NPP was optimized).

Soil water balance was significantly affected by grazing intensity (Fig. 6). When grazing intensity increased, (1) daily mean total evapotranspiration decreased down to ca. 80% of its value without herbivore, (2) the soil evaporation-to-total evapotranspiration ratio strongly increased (from ca. 25% without herbivore up to 80% at maximal grazing intensity) , and (3) the number of water stress days was reduced down to 40% of its value without herbivore (Fig. 6).

With a nitrogen-independent conversion efficiency, the mean conversion efficiency ϵ_c weakly increased in response to increasing herbivory (Fig. 7). In this case, the increase in ϵ_c was due to more favourable soil water status. With a nitrogen-dependent conversion efficiency, the mean ϵ_c was first slightly affected by grazing intensity and then strongly increased at high grazing rates (e.g. $H=3 \text{ ind. ha}^{-1}$ for the resource driven allocation case) (Fig. 7). In this case, the increase in ϵ_c was due to more favourable soil water status but also to a better canopy nitrogen status. The effect of grazing on the annual value of conversion efficiency was low for grazing intensity maximising grass aboveground NPP (e.g. ϵ_c increased from $1.71 \text{ g MJ}^{-1} \text{ APAR}$ without herbivore to $2.5 \text{ g MJ}^{-1} \text{ APAR}$ for $H=3 \text{ ind ha}^{-1}$). Beyond its weak effect on the mean annual value of conversion efficiency, grazing intensity affected the canopy nitrogen status and conversion efficiency during the early stages of the vegetation cycle (Fig. 8). This improved grass growth and the ability of plants to exploit the light resource at the beginning of the year, where growth is most critical for annual grass NPP.

DISCUSSION

Testing the grazing optimisation hypothesis

Previous field studies testing the overcompensation hypothesis (*sensu* Belsky) for aboveground or total NPP either found significant overcompensation (e.g. (McNaughton, 1979, Cargill et Jefferies, 1984)), compensation (e.g. (Beaulieu, J. *et al.*, 1996, Biondini, Patton et al., 1998)) or undercompensation (e.g. (Rusch et Oosterheld, 1997)). The type of response depends on the vegetation type or ecotype, environmental conditions, the temporal and spatial scales at which grazing is considered (e.g. (Brown, B. J. & Allen, T. F. H., 1989, Holland, Parton et al., 1992, Biondini, Patton et al., 1998)). Our simulations showed that, in West African humid grasslands, grazing can lead to a weak overcompensatory growth and a weak increase of grass aboveground NPP when assuming a nitrogen-dependent conversion efficiency and a resource driven root/shoot allocation: the maximum increase in NPP was +5% and was observed for $H=3 \text{ ind ha}^{-1}$. When assuming a resource-independent root/shoot allocation, total and aboveground grass NPP nearly compensated up to $H=2 \text{ ind ha}^{-1}$. The maximum stimulation of NPP by grazing simulated by the model under the environmental conditions studied was always lower than reported stimulations (+100%, for a Serengeti grassland (McNaughton, 1979); +35 to 70% for a subarctic salt marsh (Cargill et Jefferies, 1984)).

Our main objective was to quantify the relative importance of the different processes that control the ability of a grass canopy to overcompensate under moderate grazing intensity. Given model assumptions, the scope of this paper was not to conclude whether West African humid grasslands actually overcompensate in response to moderate grazing or not. Direct field measurements are needed to draw such a conclusion.

Control of grass NPP response to grazing by light, water and nitrogen resource availability

In our model, NPP takes a simple multiplicative form :

$$NPP = \epsilon_{cmax} (\%N) * SF * f_{APAR-green} PAR \quad (16)$$

The key variables influencing NPP are (i) plant nitrogen status $\%N$, controlling conversion efficiency under non-limiting water conditions ϵ_{cmax} , (ii) soil water status (quantified by a stress factor SF , equation 11) that can restrict conversion efficiency, (iii) aboveground biomass that controls the fraction $f_{APARgreen}$ of PAR absorbed by green leaves, and (iv) root/shoot allocation pattern that determines the fraction of total NPP used for foliage growth. This simple formalism allows to link NPP to three state variables, i.e. plant nitrogen status, soil water status and aboveground biomass, that result from the nitrogen, water and carbon budgets, respectively.

With a resource-driven allocation and a nitrogen-dependent conversion efficiency, the model predicted that biomass decreased by -40% when NPP was maximised. This implied a reduction of only -20% of $f_{APARgreen}$, due to (1) the non-linear relationship between $f_{APARgreen}$ and biomass, (2) the increase of the simulated specific leaf area in response to grazing, and (3) the weak increase in $f_{APARgreen}/f_{APAR}$. The simulated increase in SLA in response to grazing is consistent with experimental results (e.g. (Simoes et Baruch, 1991)). The simulated increased biomass-to-necromass ratio (which explained the simulated increase in $f_{APARgreen}/f_{APAR}$) agrees with results of field-grown observations or experimental trials (e.g. (Hamilton, E. W. *et al.*, 1998)).

Another compensatory mechanism was the change in root/shoot allocation. The assumption of a resource-driven allocation had a small effect on simulation results when conversion efficiency was nitrogen independent. In this case, root/shoot allocation only responded to water availability, which had a weak influence on allocation at the annual scale. When assuming a nitrogen-dependent conversion efficiency, the way allocation was

represented in the model had an important effect on the simulated canopy response to grazing. High NPP was maintained for herbivory intensity ranging from 2 to 3 ind ha⁻¹ and overcompensation of aboveground NPP was only observed when assuming a resource-driven allocation (allocation depended on water and nitrogen availability). This showed that (1) changes in the root/shoot allocation pattern can have a major role in determining the response of the grass canopy to grazing, and (2) the simulated changes in allocation were mainly driven by the simulated changes in the grass nitrogen status. The simulated decrease of the root/shoot ratio in response to increasing grazing intensity is consistent with results reported for grazing-tolerant *Agropyron smithii* in an intensively grazed North American prairie (Holland et al. 1992). However, the root/shoot ratio has also been reported to remain unchanged under moderate herbivory intensity for grazing-intolerant *Agropyron smithii* (found in uncolonized grasslands) (Holland, Parton et al., 1992) and for a mixed-grass prairie (Biondini, Patton et al., 1998). Greater flexibility of allocation following defoliation was demonstrated in a grazing-tolerant bunchgrass as compared with a grazing-sensitive bunchgrass (Caldwell, Richards et al., 1981). The results of Holland et al. (1992) and Caldwell et al. (1981) support our conclusion that changes in root/shoot allocation, a species- or ecotype-dependent feature, can strongly influence the plant response to grazing.

A third compensatory mechanism is the reduction of drought intensity with increasing herbivory. Such an improved soil water status under moderate grazing is consistent with results observed during grazing experiments (Rauzi, 1963, Cox, C. S. & Mc Evoy, P. B., 1983, Archer et Detling, 1986). In our study, the reduction of transpiration largely compensated the increase in soil evaporation (not shown). However, this improved soil water status resulted in a weak increase in conversion efficiency and in only small changes in the root/shoot ratio. The indirect effect of grazing on soil moisture was not of major importance for determining the grass response to grazing. However, our model did not account for water

interception by the grass canopy and thus neglected the potential effect of changes in interception loss (Coughenour, 1984). Changes in soil moisture can also strongly influence soil nitrogen dynamics (Holland et Detling, 1990). Including these processes in the model is thus needed in order to quantify better the effect of the soil water status in determining plant response to herbivory.

According to simulations, the major process determining the grass response to grazing intensity was the improvement of the canopy nitrogen status that resulted in increased conversion efficiency and decreased allocation to roots. An increased nitrogen concentration in biomass in response to grazing has been reported for a Serengeti short-grass species (e.g. (Ruess, 1984, Hamilton, Giovanni et al., 1998). An increase in photosynthetic capacity (a component of the maximum conversion efficiency) has been observed in response to grazing (e.g. (Doescher, P. S. *et al.*, 1997)). Such an increased photosynthetic capacity is particularly important for grazing-tolerant as compared with grazing-sensitive species (Caldwell, Richards et al., 1981). Realistic simulations of the effect of grazing on grass nitrogen concentration would imply to accurately represent nitrogen uptake by plants. Nitrogen uptake by aboveground parts was predicted to increase at moderate grazing intensity for Western wheatgrass (+46 up to +200% according to grazing intensity and plant population (Holland, Parton et al., 1992). However, experimental results on changes in aboveground nitrogen uptake with increasing grazing intensity are scarce (e.g. weak change in annual uptake according to Biondini et al. 1998), and no generalisation can be made. The influence of herbivores on the nitrogen cycle in the soil-plant system is complex. Herbivores can change nitrogen input to the soil (Tracy, B. F. & Frank, D. A., 1998) and soil net nitrogen mineralisation (e.g. (Holland, Parton et al., 1992, Frank, D. A. & Groffman, P. M., 1998, Hamilton, Giovanni et al., 1998), but the mineralisation rate is also strongly controlled by actual soil moisture (Holland, Parton et al., 1992). Grazing can also affect the specific root

uptake rate for nutrients (Ruess, 1984). A comprehensive representation of nitrogen dynamics is thus needed to accurately simulate the grazing effect on grass production.

Importance of temporal and spatial scales for assessing the grazing effect

In our simulation approach, we used a simple representation of grazing and assumed that the same grazing intensity was applied throughout the year. The effects of the timing and length of grazing periods on canopy production will be tested in the future because of their potential influence (see (Beaulieu, Gauthier et al., 1996, Bullock, J. M. *et al.*, 1996, Grant, S. A. *et al.*, 1996) among others). Selectivity of herbivores in their plant consumption should also be considered to refine the herbivory submodel. The patchy activity of grazers and the spatial variations in canopy characteristics (height, biomass...) are important features of plant-grazers systems (e.g. (Semmartin et Oesterheld, 1996, Weber, G. E. & Jeltsch, F., 1998)). However, the patchy functioning of grasslands in response to grazing is beyond the scope of the simple model presented here.

CONCLUSION

The originality of this work is to provide a comprehensive representation of the functional response of grasslands to grazing. Given the assumptions made in our model, this study did not aim at providing evidence for or against the grazing optimisation hypothesis in West African humid grasslands, but our work clearly identified (i) the changes in plant nutrient status and productivity, and (ii) the response of the root/shoot allocation pattern, as the two key interacting processes controlling the response of grassland NPP to increasing grazing intensity. The first feature has already been identified from both field studies (e.g. Cargill et al. 1984; Hik et al. 1990(Hamilton, Giovanni et al., 1998)) and theoretical studies (e.g. (Loreau, M., 1995, de Mazancourt, Loreau et al., 1998, de Mazancourt, Loreau et al.,

1999)) which supported the key role of the nitrogen cycle in the plant-soil system for determining the ability of vegetation to overcompensate under moderate grazing pressure. Studies identifying the second feature as important are scarce (but see (Holland, Parton et al., 1992)). We clearly show that predicting the response of grassland NPP to increasing grazing intensity requires to couple a model simulating the functioning of the grass canopy (as the PEPSEE-grass model) to a model simulating the nitrogen dynamics in the soil-plant system (Parton, W. J. *et al.*, 1988, Gignoux, J. *et al.*, 2001). Such an approach should accurately represent the interactions between plant functional processes (N uptake, litter or exsudate inputs to the soil, dependence of grass productivity on nutrient availability, and root/shoot allocation pattern), soil microbial activities (soil organic matter dynamics and soil nutrient availability, mineralisation from urine and faeces) and soil water balance (which controls both soil and plant functioning).

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Drs. H. Sinoquet (INRA, Clermont-Ferrand, France) and C. de Mazancourt (Laboratoire d'Ecologie CNRS/ENS/University Paris 6, Paris, France) for helpful suggestions, and Dr. J. Du Toit (Mammal Research Institute, Department of Zoology and Entomology, University of Pretoria, South Africa) for helpful comments on a previous version of the manuscript.

Table 1 Parameters used in the PEPSEE-grass model applied to Lamto savannas. Values are derived from Le Roux (1995), Le Roux, Gauthier et al. (1997) and Le Roux et Bariac (1998).

a	slope of the ε_{nmax} -%N relationship	0.44 g.MJ ⁻¹ .% ⁻¹
a _d	PAR absorbance of dead leaves	0.35
a _f	empirical parameter of the $f_{APAR-green} - f_{APAR}$ relationship	0.034
a _g	PAR absorbance of green leaves	0.78
a _R	slope of the R-P relationship	0.1394
b	intercept of the ε_{nmax} -%N relationship	0.92 g.MJ ⁻¹
b _f	empirical parameter of the $f_{APAR-green} - f_{APAR}$ relationship	1.034
c _p	air specific heat	1012 J.kg ⁻¹ .K ⁻¹
Dv	diffusion coefficient of water vapour at 30 C°	2.57.10 ⁻⁵ m ² .s ⁻¹
H _a	soil humidity in equilibrium with atmosphere	0.015 v/v
H _{fc}	soil humidity at field capacity	0.1162 v/v
k _{g-n}	net radiation extinction coefficients for green leaves	0.7
k _{d-n}	net radiation extinction coefficient for dead leaves	0.4
P ₀	Threshold value of precipitation for runoff occurrence	22 mm
r _{smin}	minimum stomatal resistance	100 s.m ⁻¹
W _{up-t}	threshold water content in the upper soil layer	60 mm
W _{up-wp}	water content in the upper soil layer at wilting point	31 mm
α	ratio of ANPP/TNPP when $\varepsilon_n = 0$	0.9
β	ratio of BNPP/TNPP when $\varepsilon_n = \varepsilon_{pot}$	2.5
ε _s	PAR to R _s ratio	0.485
ε _{pot}	potential ε _c	3.31 g.MJ ⁻¹
ζ	intercept of the herbivory-%N relationship	1.5 kg.j ⁻¹ .herbivore ⁻¹
γ	psychrometric constant	67 Pa.K ⁻¹
Γ _d	daily rate of necromass disappearance	0.015 d ⁻¹
κ	slope of the herbivory-%N relationship	0.964 kg.j ⁻¹ .herbivore ⁻¹ .% ⁻¹
λ	latent heat of vaporisation	2.43 10 ⁶ J.kg ⁻¹
ρ	air density	1.15 kg.m ⁻³
ρ _s	soil bulk density	1500 kg.m ⁻³
χ	ratio of diffusion coefficients	0.25215

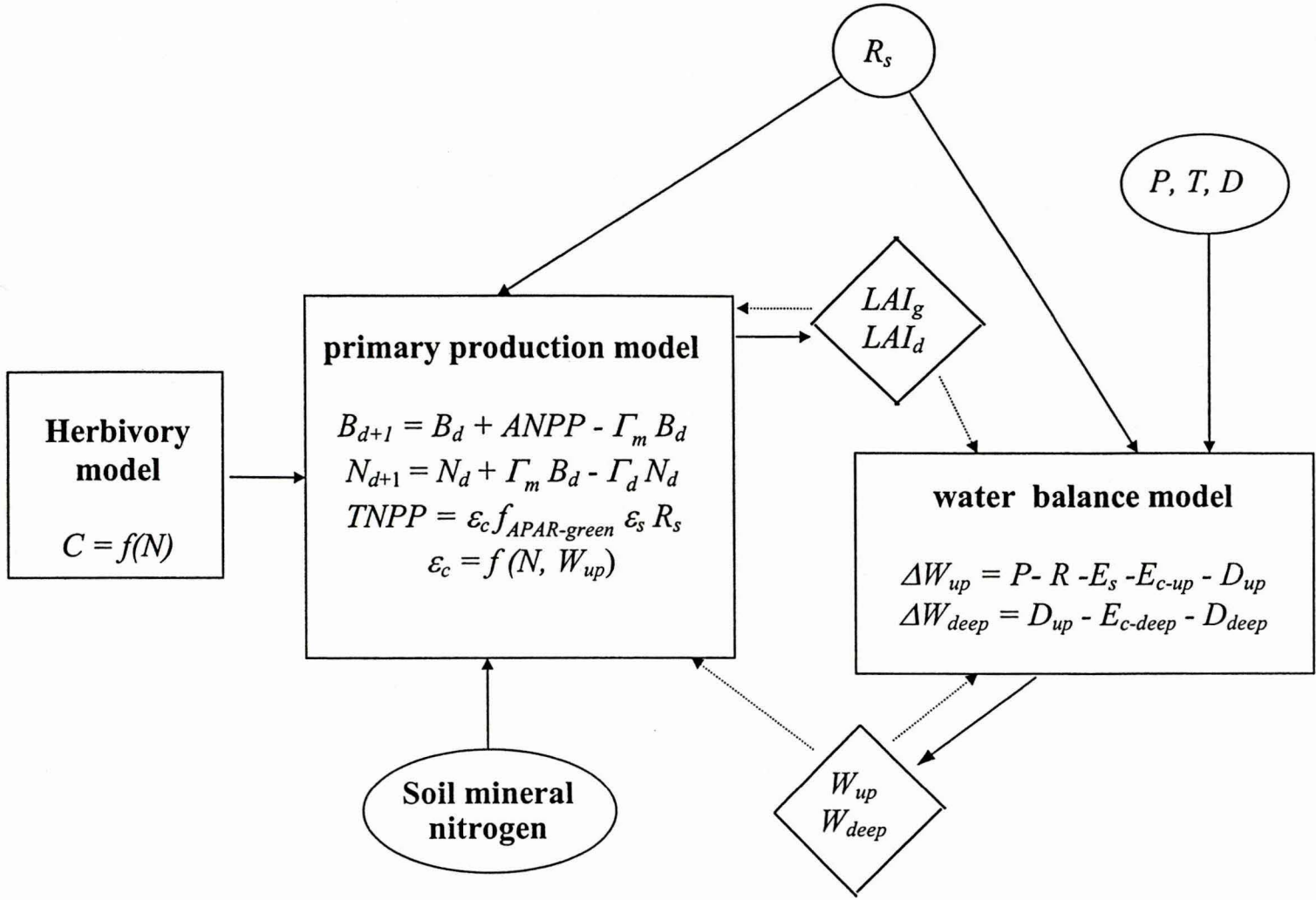


Fig. 1 Schematic representation of the model PEPSEE-grass. Symbols and equations are detailed in the text.

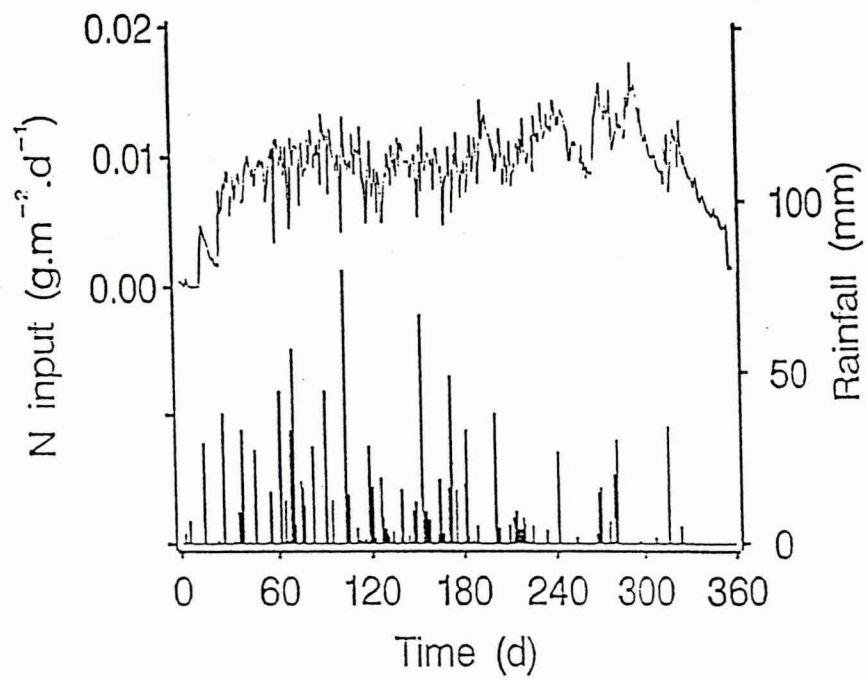


Fig. 2 Computed seasonal course of the daily amount of nitrogen uptaken by the grass aboveground parts during 1991 (curve) and daily precipitation pattern (histogram).

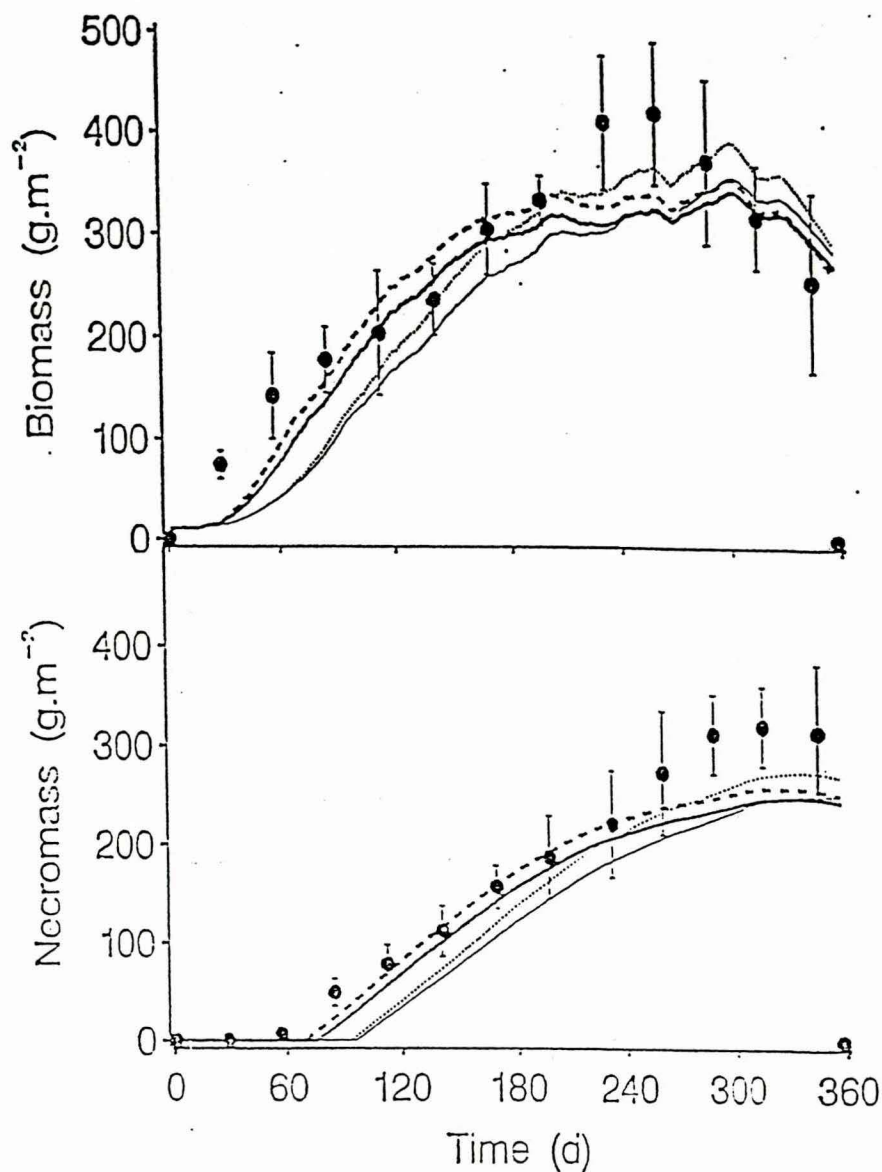


Fig. 3 Observed and simulated seasonal variations in grass biomass and necromass during 1991 for control runs (without herbivore). Simulations were performed assuming a constant conversion efficiency and a constant root/shoot ratio (—), a constant conversion efficiency and a resource-driven root/shoot ratio (.....), a nitrogen-dependent conversion efficiency and a constant root/shoot ratio (— — —) or a nitrogen-dependent conversion efficiency and a resource-driven root/shoot ratio (----). Observed values (•) are presented with \pm the confidence interval ($p=0.05$).

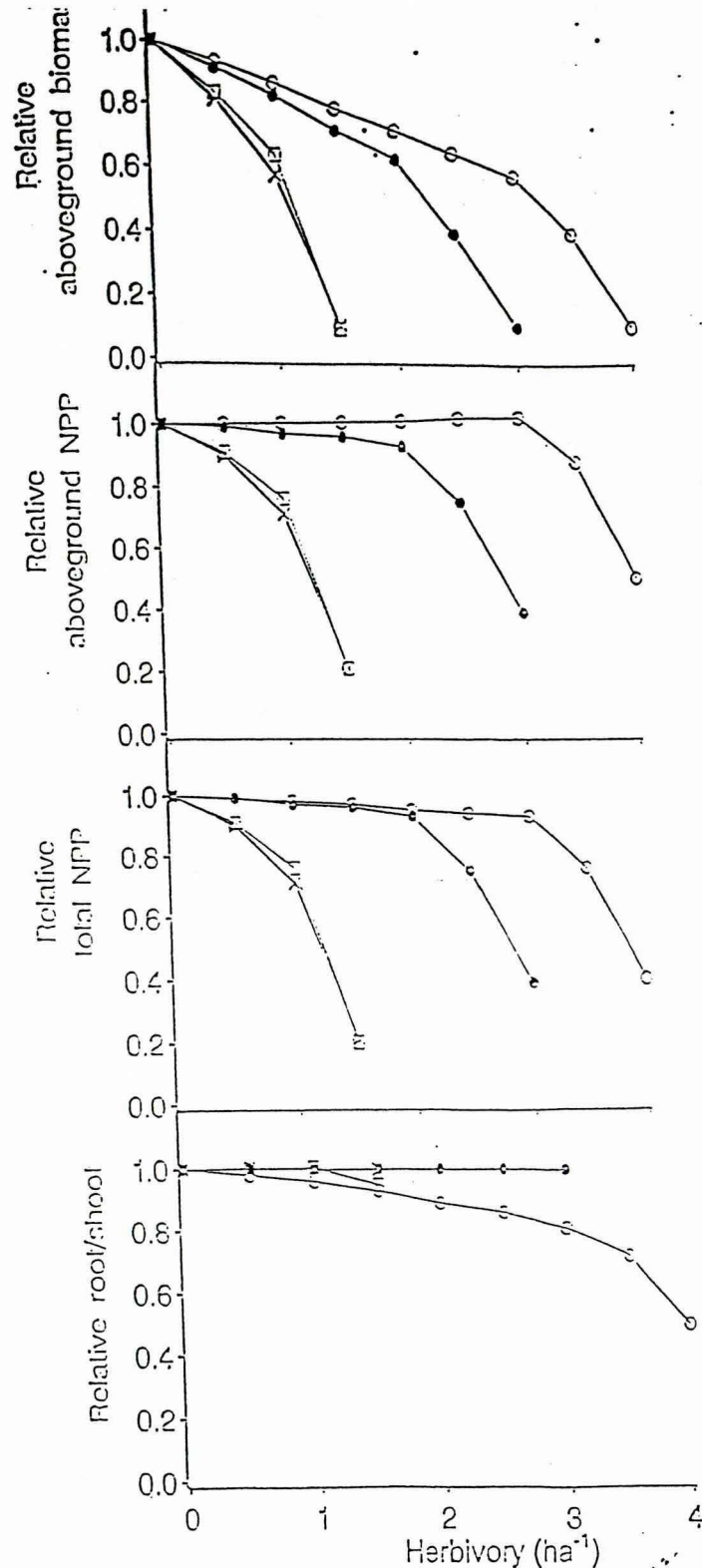


Fig. 4 Simulated response of grass biomass (mean of daily values over the year), aboveground NPP, total NPP (mean over the same period) and the annual mean root/shoot ratio (ratio of belowground production to aboveground production) to grazing intensity for the four versions of the models (-x-x-: constant conversion efficiency and constant root/shoot ratio ; -□-□-: constant conversion efficiency and resource-driven root/shoot ratio ; -•-•-: nitrogen-dependent conversion efficiency and constant root/shoot ratio ; -o-o-: nitrogen-dependent conversion efficiency and resource-driven root/shoot ratio). All values are normalised to values simulated without herbivory.

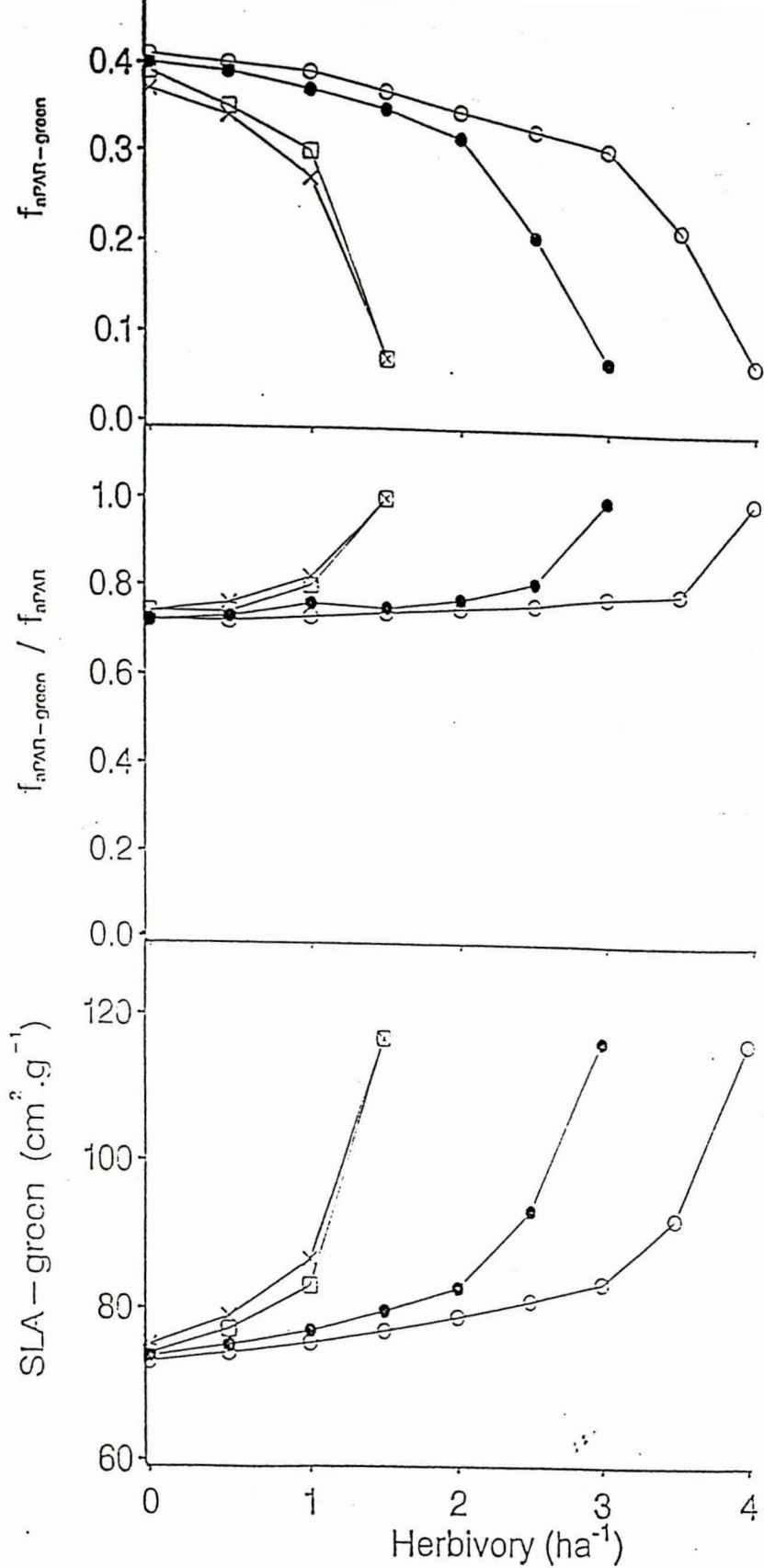


Fig. 5 Annual mean light absorption efficiency by green leaves $f_{APAR-green}$, mean ratio of light absorption by green parts to total light absorption by the canopy $f_{APAR-green} / f_{APAR}$, and annual mean value of grass specific leaf area as a function of herbivory intensity. Symbols as in figure 4.

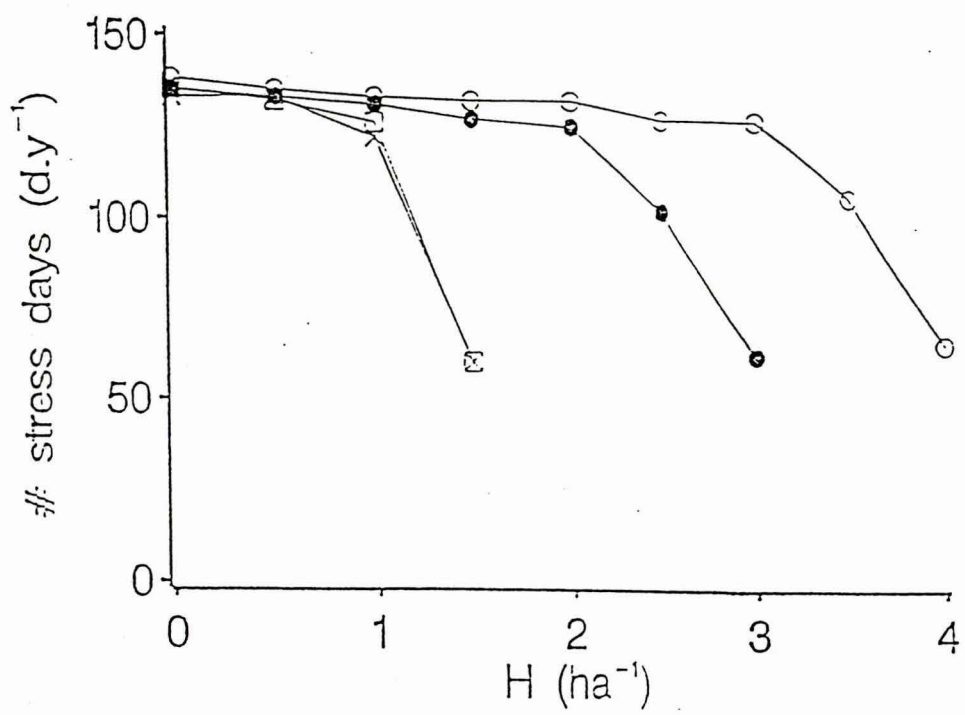


Fig. 6 Variations of the annual mean number of days when plants experienced water stress in response to herbivory intensity. Symbols as in figure 4.

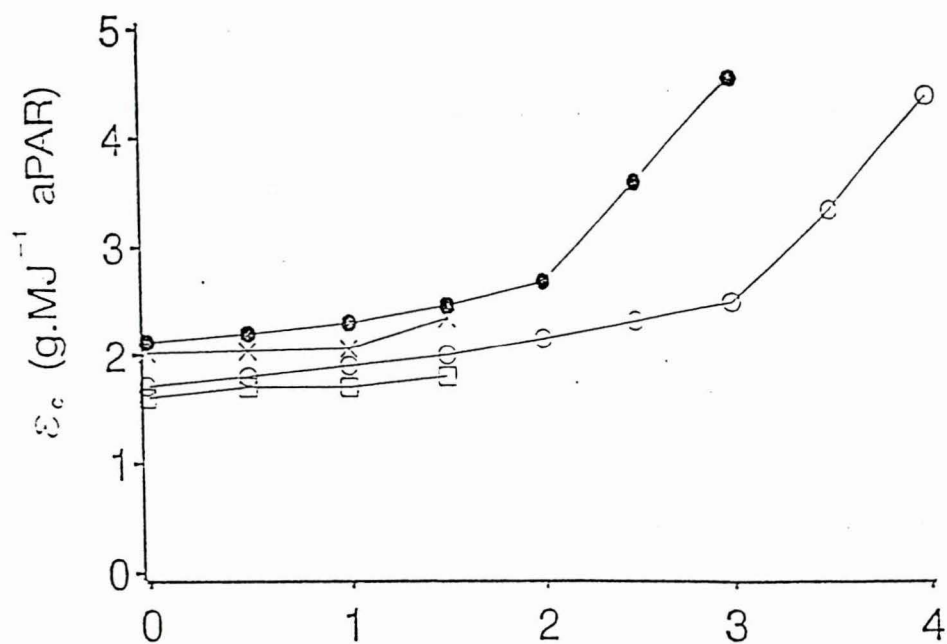


Fig. 7 Variations of the annual mean conversion efficiency ϵ_c of the grass canopy in response to herbivory intensity. Symbols as in figure 4.

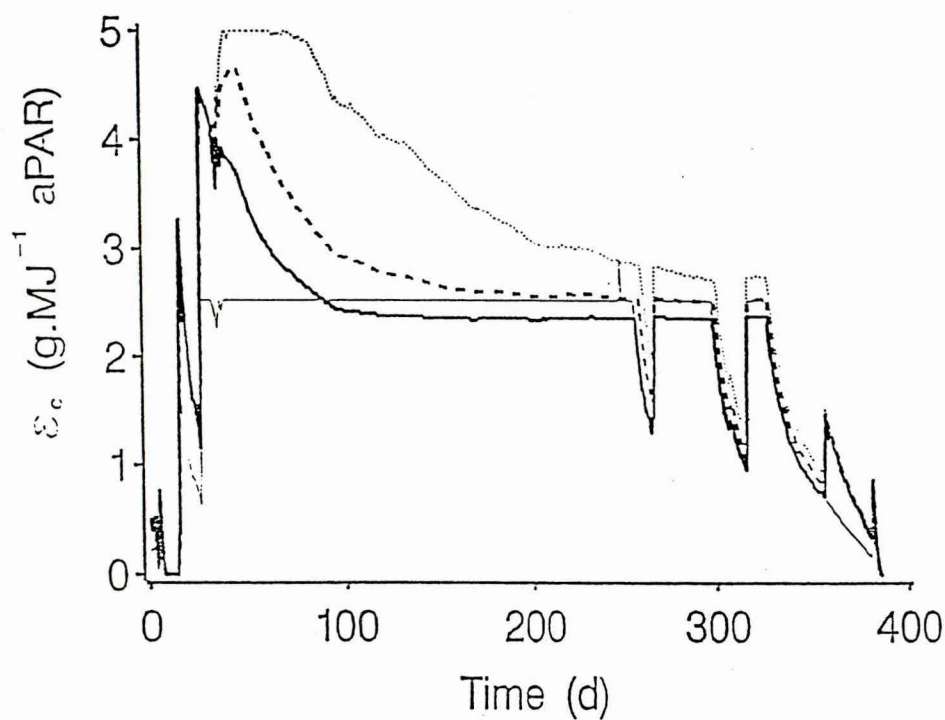


Fig. 8 Seasonal course of the conversion efficiency ϵ_c of the grass canopy simulated by the model assuming a nitrogen-dependent conversion efficiency and a constant root/shoot allocation, for three levels of herbivory intensity ($H=0 \text{ ha}^{-1}$: —; $H=1.5 \text{ ha}^{-1}$: ----; and $H=2.5 \text{ ha}^{-1}$:). For comparison, the seasonal course of the conversion efficiency simulated by the model assuming a nutrient-independent conversion efficiency and a constant root/shoot allocation is presented for the control (without herbivore) run (—).

Appendix: EVAPOTRANSPIRATION SUBMODEL

The bare soil evaporation module is based on a physical approach. The basic theory relies upon the daily mass balance of a dry surface layer of varying thickness as presented by Brisson and Perrier (1991). Just after a rainfall, soil evaporation rate λE_s (W m^{-2}) is equal to the potential soil evaporation rate λEP_s :

$$\lambda EP_s = (\Delta R_n + \rho c_p D / r_{as}) / (\Delta + \gamma) \quad (\text{A1})$$

where λ is the latent heat of vaporisation (J kg^{-1}), Δ is the derivative of the saturation water vapor pressure with respect to temperature (Pa K^{-1}), R_n is the net radiation flux density (W m^{-2}), ρ is the air density (kg m^{-3}), c_p is the air specific heat at constant pressure ($\text{J kg}^{-1} \text{K}^{-1}$), D is the air water vapor pressure deficit at the reference level (Pa), and γ is the psychrometric constant (Pa K^{-1}). Computation of r_{as} is detailed by Le Roux (1995).

As soil is drying after a rainfall, cumulative actual evaporation ΣE_s in mm is related to cumulative potential evaporation ΣEP_s in mm (Perrier 1973 ; Brisson et al. 1991) :

$$\Sigma E_s = (A^2 + 2 A \Sigma EP_s)^{0.5} - A \quad (\text{A2})$$

$$A = (1/n) \Sigma A_i \quad (\text{A3})$$

$$A_i = \{(\Delta + \gamma) / \gamma\} \rho_s (H_{fc} - H_a) (D_v / \chi) r_{as} \quad (\text{A4})$$

where ρ_s is the soil bulk density (kg m^{-3}), H_{fc} and H_a are the relative soil humidities at field capacity and in equilibrium with atmosphere (on a dry weight basis), D_v is the diffusion coefficient of water vapor in atmosphere ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$), χ is the ratio of diffusion coefficient within the mulch layer to diffusion coefficient in atmosphere. H_a can be estimated from soil clay content and χ is a function of air-filled porosity which can be related to soil bulk density (Brisson et al. 1991).

Transpiration from the vegetation canopy is a function of potential transpiration, vegetation structure, stomatal resistance and soil water availability (Tuzet, Perrier et al., 1992). For sufficient water availability, canopy transpiration λE_c depends on canopy potential evaporation λEP_c ($W m^{-2}$) :

$$\lambda EP_c = (\Delta R_n + \rho c_p D / r_{ac}) / (\Delta + \gamma) \quad (A5)$$

where the resistance r_{ac} ($s m^{-1}$) is computed according to Perrier as the sum of an aerodynamic resistance and an internal resistance to heat transfer within the canopy (Perrier, A., 1975).

For sufficient water availability ($W_{up} > W_{up-t}$), canopy transpiration depends on potential transpiration, maximum green LAI and minimum stomatal resistance r_{smin} ($s m^{-1}$) :

$$E_c = a_0 EP_c ; \quad a_0 = \{1 + \{\gamma / (\Delta + \gamma)\} \{r_{smin} / (r_{ac} LAI_{gmax})\}\}^{-1} \quad (A6)$$

For conditions of limiting soil water availability, E_c depends on soil water availability in the upper soil layer in a similar way as production efficiency :

$$E_c = a_0 EP_c (W_{up} - W_{up-wp}) / (W_{up-t} - W_{up-wp}) \quad (A7)$$

Actual evapotranspiration E is the sum of soil evaporation and plant transpiration, weighed by the fraction of net radiation available for soil or green leaves (Tuzet, Perrier et al., 1992) :

$$E = E_s \exp(-k_{g-n} LAI_g - k_{d-n} LAI_d) + E_c \{1 - \exp(-k_{g-n} LAI_g)\} \quad (A8)$$

where k_{g-n} and k_{d-n} are the extinction coefficients of net radiation for green and dead leaves, respectively. Net radiation intercepted by dead leaves is assumed to be dissipated as sensible heat flux.

Conclusions résumées

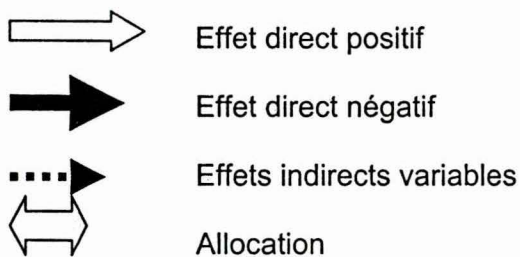
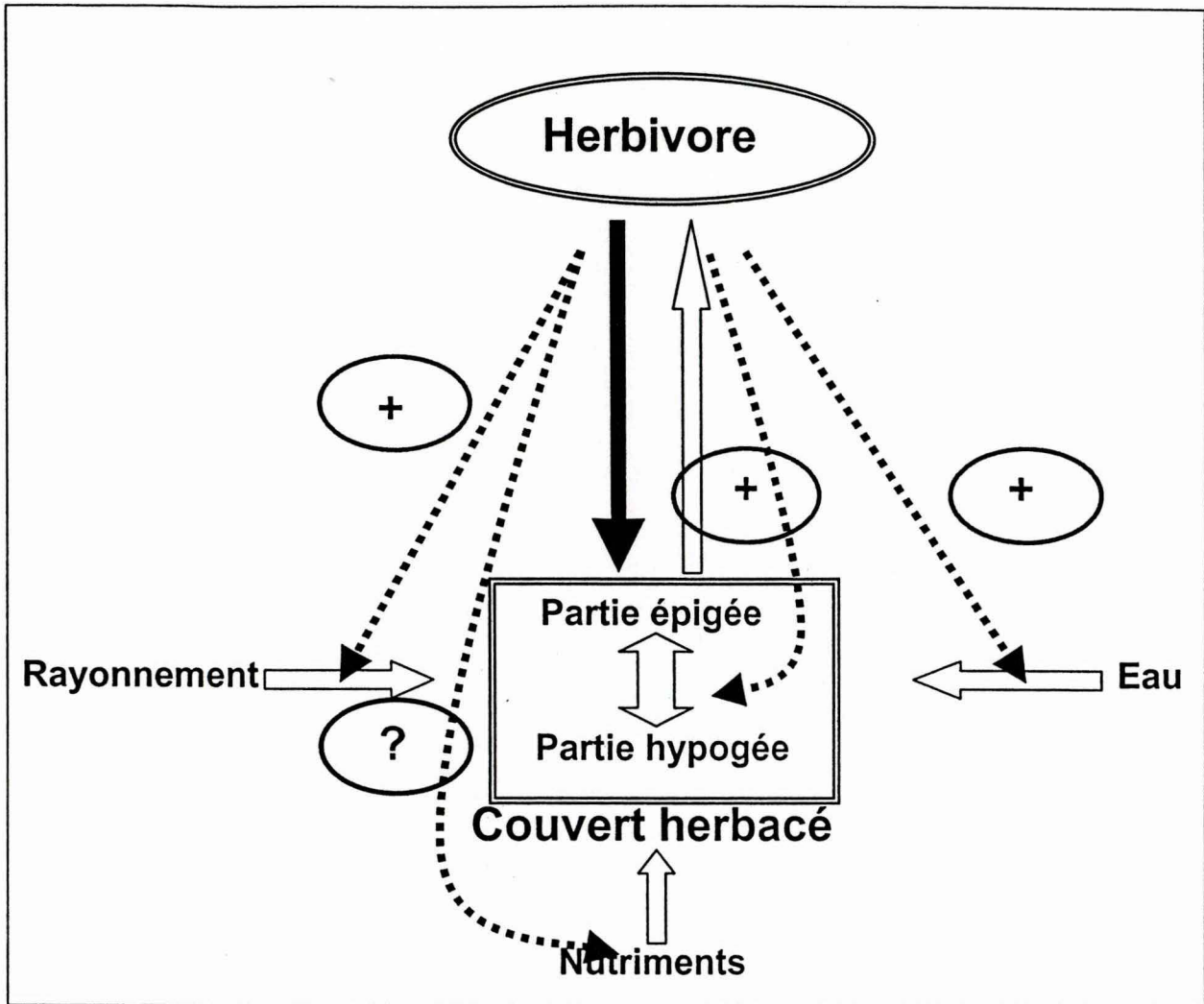
En savane humide d'Afrique de l'Ouest où l'azote est limitant, une herbivorie modérée (3 ind ha⁻¹) pourrait entraîner un léger accroissement de la NPP épigée (5%) lorsque l'efficacité de conversion de la lumière est considérée comme azote-dépendante et qu'il y a ré-allocation des ressources au sein de l'individu-plante.

L'ensemble des résultats démontre que l'herbivorie modifie chacun de ces processus-clés mais également leurs interactions (Schéma 4) :

- la réduction de la phytomasse diminue de façon substantielle le rapport nécromasse-biomasse épigée et améliore donc la part de rayonnement interceptée par la végétation résiduelle,
- l'allocation épigée-hypogée augmente avec la pression d'herbivorie,
- le stress hydrique diminue lorsque la pression d'herbivorie s'accroît par réduction de la transpiration et malgré l'augmentation des pertes par évaporation du sol.

D'après ces résultats, l'augmentation de la concentration en azote de la biomasse épigée et donc de l'efficacité de conversion associée à la réduction de l'allocation aux racines, explique pour une grande part la réponse du couvert à l'herbivorie. L'herbivore, par son rôle dans le recyclage de l'azote, pourrait donc modifier la réponse de la plante au prélèvement de phytomasse.

Schéma 4 : Interactions herbivore-couvert herbacé et ses conséquences



6*2- Vérification de la théorie d'optimisation dans une savane pauvre par le biais de l'expérimentation

Article en cours de rédaction

Problématique

Le rôle déterminant que joue la disponibilité en azote dans la réponse de la végétation à l'herbivorie (McNaughton, 1979; McNaughton, Wallace et al., 1983; Chapin III, F. S. & McNaughton, S. J., 1989; Coughenour, Mc Naughton et al., 1985) fut souligné par de nombreuses approches expérimentales (Bryant, J. P. *et al.*, 1983; Georgiadis, Ruess et al., 1989; Holland et Detling, 1990) et de modélisation (Holland, Parton et al., 1992; de Mazancourt, Loreau et al., 1999; Leriche, H. *et al.*, 2001). Dans d'autres savanes où l'azote est limitant, des études préliminaires ont suggéré qu'une optimisation par l'herbivorie était possible. La modélisation, théorique (modèle stratégique) (de Mazancourt, Loreau et al., 1998) ou s'appuyant sur un modèle de fonctionnement (modèle tactique) (Leriche, Le Roux et al., in press), propose en effet une optimisation par l'herbivorie dépendant du cycle de l'azote et de sa disponibilité pour la végétation.

Dans cet article on a donc 1) testé l'HOH dans la savane humide de Lamto par l'étude de la croissance végétale en réponse à une expérience de coupe x azote (engrais azoté) en site protégé des herbivores et 2) cherché à identifier les effets de la coupe et de l'azote sur la production de matière sèche et de matière azotée pour les plantes (biomasse ou quantité d'azote restant à la fin de l'expérience) et pour les herbivores (biomasse ou quantité d'azote de la végétation prélevée pendant l'expérience) afin d'évaluer les implications de l'herbivorie pour une telle savane.

**Response of grass dry matter- and nitrogen-yields to clipping
in an African Savannah: an experimental test of
the herbivory optimisation hypothesis**

LERICHE H.¹, LE ROUX, X.^{2,3}, DESNOYERS F, SIMIONI, G.¹ and
ABBADIE, L.¹

¹ *Laboratoire d'Ecologie ENS, UMR 7625 CNRS, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris, France*

² *UMR-PIAF (INRA-University Blaise Pascal), 234 avenue du Brézet, 63039 Clermont-Ferrand cedex 02, France*

³ *Present address: Laboratoire d'Ecologie Microbienne des Sols (UMR 5557 CNRS-Université Lyon I), bat 741, 43 bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne, France*

Correspondence :

H. Leriche

INTRODUCTION

Herbivores have major effects on ecosystem structure and function (e.g. (McNaughton, Ruess et al., 1988), and strongly influence plant growth and development (Coughenour, McNaughton et al., 1984b). Herbivory was originally considered as detrimental to plants (e.g. (Crawley, 1983)) and negative impacts of grazing on plant growth have often been reported (Rusch et Oosterheld, 1997). However, during the last 25 years, evolutionary (e.g. (Owen et Wiegert, 1976, Paige et Whitham, 1987)) and functional (Nilsson, P. *et al.*, 1996) studies suggested that grazing may be non-detrimental and even favourable for plants. In particular, it has been suggested that, under moderate plant removal levels, NPP (net primary production) would be maintained (compensatory growth) or stimulated (overcompensatory growth) (McNaughton, 1979, Hilbert, Swift et al., 1981, Hik et Jefferies, 1990). This has been called the herbivory optimization hypothesis (HOH).

Several studies (e.g. (McNaughton, 1979, McNaughton, S. J., 1983, Cargill et Jefferies, 1984, Hik et Jefferies, 1990, Biondini, Patton et al., 1998)) and model simulations (e.g. (Hilbert, Swift et al., 1981, Dyer, M. I. *et al.*, 1986, de Mazancourt, Loreau et al., 1998)) supported the existence of compensatory or overcompensatory growth in response to grazing.

In particular, the herbivory optimization hypothesis has been supported by data reported for the savannahs of Serengeti (McNaughton, 1983, McNaughton, S. J., 1983, Chapin III et McNaughton, 1989), in a mixed prairie (Alward, R. D. & Joern, A., 1993), in an *Ipomopsis* dominated canopy of Arizona (Maschinski et Whitham, 1989), in a salt marsh (Hik et Jefferies, 1990), in a tallgrass prairie of Kansas (Turner, Seastedt et al., 1993), and in a mixed prairie of North America (Green, R. A. & Detling, J. K., 2000). Overcompensatory growth has also been reported for potted grasses subjected to clipping (Detling, J. K. *et al.*, 1979, McNaughton, Wallace et al., 1983, Georgiadis, Ruess et al., 1989). However, critical

appraisals questioned the ecological significance and generality of these findings (Belsky 1986-1987; Belsky et al. 1993). A review based on a worldwide 236-site data set, found that most of effects of grazing on primary production were negative, but concluded that grazing can increase production in some cases.

The impact of grazing on plant production involved many functional processes controlling the availability of the water, light and nitrogen resources (see McNaughton 1983b-c; Noy-Meir 1993; Leriche et al. 2001). In particular, nutrient availability is a major determinant of plant response to grazing (McNaughton, 1979, Chapin III et McNaughton, 1989) (Coughenour, Mc Naughton et al., 1985). Many studies reported (over)compensatory growth when the soil was fertilized whereas no compensation was observed in non-fertilized plots (Ruess, R. W. & McNaughton, S. J., 1984, Georgiadis, Ruess et al., 1989, Maschinski et Whitham, 1989) (Bryant, Chapin et al., 1983, Holland et Detling, 1990). Modelling approaches have also underlined the importance of nutrient cycling and nutrient availability to plants as a determining factor in the compensatory growth following grazing (Holland, Parton et al., 1992, de Mazancourt, Loreau et al., 1999, Leriche, Le Roux et al., in press).

To our knowledge, the HOH has been tested in only one tropical savannah system, namely the savannahs of the Serengeti, East Africa. This ecosystem is characterised by a high soil fertility (Chapin III et McNaughton, 1989). No data are available for other savannahs, and particularly the nutrient-poor humid savannahs dominated by *Andropogoneae* which cover $0.5 \cdot 10^6$ km² (Le Roux, X. *et al.*, 1994) in Africa. Previous studies using a theoretical (de Mazancourt, Loreau et al., 1999) or process-based (Leriche, Le Roux et al., in press) modelling approach suggested that HOH could be observed in the nutrient-poor humid savannah of Lamto depending on nitrogen cycling and availability to plants. The objectives of this study were (1) to test the HOH in the Lamto humid savannah by analysing the growth of grasses in response to a clipping x fertilisation trial in the field, and (2) to distinguish the

effects of clipping and fertilisation on the dry matter- and nitrogen-yields to producers (i.e. mass or nitrogen amount of residual phytomass at the end of the experiment) and to grazers (i.e. mass or nitrogen amount of clipped-off tissues during the experiment). Implications for humid savannah management are discussed.

MATERIAL and METHODS

Study site

The Lamto reserve (5°02'W, 6°13'N, Ivory Coast) lies in the Guinea zone (precipitation ~1300 mm/yr) just north of the West African moist forest (Menaut et César, 1979). Most of the Lamto savannahs overlie granite geology that produces tropical ferruginous soils (Menaut et César, 1979). Total soil nitrogen concentration is 0.5 ‰ (Abbadie, L. & Lensi, R., 1990). The herbaceous cover mainly consists of grasses (more than 90% of the total biomass) (Menaut et César, 1979) and is dominated by C₄ bunch grass species *Hyparrhenia diplandra*, *H. smisthiana* and *Andropogon canaliculatus* and *A. schirensis*. In Lamto, the density of mammal herbivores is presently low: 3 Kobs (*Kobus kob*) km⁻² and 2.4 Buffalos (*Syncerus caffer nanus*) km⁻² (Fritz, 1997).

Nitrogen requirements of the herbaceous stratum are around 70 kg ha⁻¹ Yr⁻¹ (Abbadie, L. *et al.*, 1992). Even under optimal conditions, Lamto soils exhibit low net N mineralisation rates (~5 kg.ha⁻¹. Yr⁻¹), and nitrification is inhibited by root exudates (Lata, J. C. *et al.*, 2000). Every year, the reserve is burnt in mid-January and all the aboveground parts of grasses consumed. In 2000, the area was burnt on the 14th January. The experiment occurred during 18 weeks from January to June.

Clipping and N fertilisation trials

Four exclosures were set up in the same area with 2-meter high fences, to exclude mammalian herbivores. In each exclosure, 6 treatments were applied to 6 plots (2m by 2m). Treatments were carried out on the 4 m² plots but only the vegetation inside smaller plots (2.25 m² in the centre of the 4 m² plots) was collected to avoid edge effect. Six treatments were performed: (1) control (no clipping) plots without N fertilisation (C₀N₀), (2) control plots with fertilisation (C₀N₁), (3) monthly clipping without fertilisation (C₁N₀C), (4) monthly clipping with fertilisation (C₁N₁), (5) every second week clipping without fertilisation (C₂N₀), and (6) every second week clipping with fertilisation (C₂N₁). The first clipping treatment was applied to C₁ and C₂ treatments during week 6 after fire. The other clipping treatments were applied on weeks 10, 14 and 18 for C₁. Additional clipping were applied in weeks 8, 12 and 16 for C₂. N fertilisation was applied on week 6, 10, 14 and 18 for C₀N₁, C₁N₁ and C₂N₁. The clipping treatment consisted in removing all the vegetation above 10 cm (Wallace, McNaughton et al., 1984, Coughenour, Mc Naughton et al., 1985). N fertilisation consisted in hand scattering granulates of 0.4 gN per 4 m². This input matches the mean quantity of nitrogen taken by herbaceous plants (70 kg/ha/year) (Abbadie, L., 1991).

Aboveground and belowground phytomasses and nitrogen concentration

All plant parts removed during the clipping treatments were collected, and green versus dead matter were sorted. At the end of week 18, vegetation was removed from each 1.5 m by 1.5 m plot, distinguishing plant parts above and below 10 cm. Green versus dead matter was sorted. All vegetation samples were oven dried to constant weight.

Roots were collected down to 60 cm with a 4.4 cm diameter auger. Two cores were used per 1.5m by 1.5m plot. Roots were dried to constant weight at 50°C and weighed.

Dry samples of aboveground grass green and dead matters were milled in a rotor speed mill (Fritsch) and nitrogen concentration was measured with an elemental analyser (NA 1500 series 2, Fisons).

Computations and statistical analyses

The dry matter-yield to producers (YTP) was defined as the mass of the residual phytomass at the end of the experiment as denominated in other studies (McNaughton, 1985). The nitrogen-yield to producers (NYTP) was computed from nitrogen concentration and phytomass values as the nitrogen amount the residual phytomass at the end of the experiment. The dry matter-yield to grazers (YTG) was computed as the sum of the masses of clipped-off tissues plus the mass of plant parts collected above 10 cm at the end of the experiment. Aboveground production (AGP) was defined as YTP+YTG. The nitrogen-yield to grazers (NYTG) was computed from the nitrogen concentration and phytomass values of clipped-off tissues during the experiment and those of plant parts collected above 10 cm at the end of week 18. The aboveground nitrogen-yield (ANY) was defined as NYTP+NYTG.

Analysis of variance were performed with an ANOVA, GLM procedure in SAS (SASInstitute, 1990).

RESULTS

Dry matter yields

There was no effect of fertilisation on controls ($F_{1,6} = 1.80$, $P = 0.2278$).

Clipping reduced significantly the AGP, except for C_1N_1 . The necromass was reduced by clipping in all treatments.

The effect of clipping frequency on YTP was significant ($F_{5,18} = 17.69$, $P = 0.0001$), whereas the effects of fertilisation and clipping*fertilisation interaction were not significant ($F_{5,18} = 0.12$, $P = 0.735$ and $F_{5,18} = 1.12$, $P = 0.347$, respectively) (Figure 1a). YTP was around

120 g m⁻² for C₁N₀, C₁N₁, C₂N₀ and C₂N₁, i.e. 33% less than the YTP observed for controls. Actually, clipping had no significant effect on green mass, but decreased significantly the amount of dead matter (Figure 1a).

In contrast, there were significant effects of clipping frequency and fertilisation on YTG ($p < 0.01$) (Figures 1b and 1c). In particular, N fertilisation significantly increased YTG for treatment C₁N₀ ($F_{5,18} = 17.19$, $P = 0.0006$). This increase seems mainly due to an effect of fertilisation on green mass (no significant difference with C₀N₀) which is increased for C₁N₀ by 14.5% in reference to C₀N₁.

Nitrogen concentrations

Fertilisation had no effect on the nitrogen concentrations in AGP, YTP and YTG controls. The effects of clipping frequency on AGP and YTG on nitrogen contents were all significant ($P < 0.001$) (Figures 1b and 1c). There was no effect of fertilisation nor clipping*fertilisation ($F_{5,18} = 0.27$, $P = 0.6080$ and $F_{5,18} = 0.07$, $P = 0.9312$, respectively for YTG nitrogen content and $F_{5,18} = 0.85$, $P = 0.3680$ and $F_{5,18} = 0.08$, $P = 0.9244$, respectively for AGP nitrogen content).

The effects of clipping frequency on YTP nitrogen content was significant only for C₂N₀ and C₂N₁ ($F_{5,18} = 61.47$, $P = 0.0001$), whereas the effects of fertilisation and clipping*fertilisation interaction were not significant ($F_{5,18} = 0.57$, $P = 0.4597$ and $F_{5,18} = 0.05$, $P = 0.9499$, respectively) (Figure 2a). YTP nitrogen content was around 0.56 % for C₂N₀ and C₂N₁, i.e. around a 60 % increase from the mean YTP nitrogen content observed for C₀N₀, C₀N₁, C₁N₀, C₁N₁.

Nitrogen yields

The fertilisation had no effect on the nitrogen yield in controls. There were no effects of clipping and clipping-fertilisation interactions on nitrogen in YTP, but there was a negative effect of clipping on the nitrogen yield in dead mass ($F_{5,18} = 7.16$, $P = 0.005$).

There were significant effects of clipping and clipping-fertilisation interaction on nitrogen yield in AGP and YTP ($P < 0.001$ and $P < 0.004$, respectively). The nitrogen yield in AGP and YTP significantly increased in rather all treatments. Especially, the highest increase of the nitrogen biomass yield to grazers and in AGP was measured for the C₁N₀ treatment (91% and 65% of increase respectively compared to C₀N₀).

Root phytomass

The effects of clipping frequency, fertilisation and clipping*fertilisation interaction on root phytomass were all insignificant ($p>0.001$) (Figure 4). Root phytomass was around 111 g m⁻² for all treatments.

DISCUSSION

Effects of clipping and clipping- fertilisation interactions on primary production

The HOH by (McNaughton, Wallace et al., 1983) was validated in Lamto, a savannah usually submitted to a low grazing pressure and where soils are poor in nutrients. Clipping had a negative impact on above-ground net primary production (AGP) in most cases, except in the C₁N₁ treatment, i.e. under moderate clipping and fertilisation. Tests of the herbivory impact on NPP in Lamto by modelling suggested also a conservation of NPP under moderate grazing, but without any supply of nitrogen (Leriche, Le Roux et al., in press). This model imposed the same limitation of soil nitrogen whatever the grazing pressure. The compensation of AGP in the C₁N₁ treatment is consistent with other studies. On mixed-grass prairie, usually grazed by Bison, with no limitation in nutrient, a clipping experiment found the same compensation of AGP as in Lamto if clipping is moderate (once a month), but a reduction with higher clipping frequency (twice a month) (Green et Detling, 2000). On *Ipomopsis arizonica*, an herbaceous biennial, compensatory responses to herbivory were demonstrated experimentally, with variations depending on local conditions (Maschinski et Whitham, 1989). Production of four different grass species was maintained or enhanced by defoliation under adequate nutrient supply (McNaughton, 1983).

The lack of nitrogen fertilisation on controls.

A positive effect of nitrogen fertilisation on grass production was expected. Indeed, the primary production in savannah ecosystems is generally strongly limited by either

nitrogen or phosphorus (Vitousek, P. M. & Howarth, R. W., 1991). In Lamto, primary production (above and below ground) can amount up to $30 \text{ Mg ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ despite (Menaut et César, 1979) the low nitrogen mineralisation capacity of soils. This is probably related to exceptionally high nitrogen use efficiency of C4 grasses in Lamto (Cruz, P., 1995, Le Roux, Gauthier et al., 1997) and high recycling of dead plant matter nitrogen. Particularly, the long life span (several decades) and the tufted structure of the grasses (basal cover about 10 % of soil surface) induces a highly aggregated distribution of roots. Consequently, most soil microbial activities (Abbadie, Mariotti et al., 1992, Lensi, R. *et al.*, 1992, Lata, Guillaume et al., 2000) are concentrated in a small volume of soil where living roots uptaking mineral nitrogen are concentrated too. Mineral nitrogen production and uptake by roots are patchy in this ecosystem and occur in the same patches. In these conditions, it is likely that the even spread of the nitrogen supplied did not fit the aggregated distribution of roots and that most of the nitrogen supplied could not be taken up by plants.

Determinants of the response of grass growth to clipping

Many mechanisms can explain the compensation of primary productivity. (1) Under clipping, the dead matter yield was strongly reduced. The demographic structure of the leaf population was probably changed. The proportion of young leaves was probably increased as suggested by our data showing the increase of the nitrogen content in total biomass, yield to producers and yield to grazers, and the reduction of the necromass. A higher proportion of young and nitrogen rich leaves were expected to increase the AGP. (2) The modification of plant architecture after clipping generally induces a better PAR interception by leaves and a higher photosynthesis rate (Caldwell, Richards et al., 1981) (Detling, Dyer et al., 1979). (3) The reduction of total biomass can also induce a decrease of water stress and an increase of the stomatal opening as shown by (Wallace, McNaughton et al., 1984) in Serengeti. All these

mechanisms can offset the negative impact of the total mass reduction. This compensation of above-ground primary production (AGP) occurred in our experiment, but only under moderate clipping, with nitrogen fertilisation. Without fertilisation, or under intensive clipping, there was no compensation and AGP decreased.

The lack of effect of fertilisation on control suggested that grasses are not able to use the N-fertiliser due to the spatial structure of roots. However, there was a positive effect of fertilisation on grass production and plant nitrogen content under clipping. This discrepancy suggests that clipping itself changes the origin and availability of the nitrogen allocated to plant above-ground mass. More nitrogen may be taken up by plant if a new soil volume is exploited after the growth of the root system. More nitrogen may be available for above-ground growth if the allocation of nitrogen to roots decreases, which induces a decrease of root mass itself. (Jaramillo, V. J. & Detling, J. K., 1988) and (Polley et Detling, 1988) showed such an increase of the allocation of nitrogen to the above-ground biomass after clipping, but it does not seem general: (Coughenour, Mc Naughton et al., 1985) found a constant allocation to roots when grazing occurred on *Hypparrhenia filipendula*. Caldwell (1981) showed that the demand for nitrogen in regrowing foliage of *Agropyron desertorum* were met by absorption from the soil and not by the withdrawal of N from the root system (Caldwell, Richards et al., 1981).

In our experiment, the root phytomass did not change significantly in any treatment. Therefore, the volume of soil exploited by roots and the allocation of nitrogen between shoots and roots has been affected significantly by clipping and fertilisation. So, the uptake of nitrogen by plants with constant root mass and constant exploited soil volume can only result from an increase in the availability of soil nitrogen. Two mechanisms could be implied: the increase in the efficiency of nitrogen uptake by roots or the increase of the soil nitrogen mineralisation rate. The first mechanism was reported by Ruess who showed that clipping on

Kyllinga nervosa increased the specific root uptake of nutrients by 78 % (Ruess, McNaughton et al., 1983, Ruess, 1984). The second mechanism requires an increase in the rate of root carbon exudation with clipping intensity. Root exudation has been shown many times to increase the microbial activity and nutrient concentration in the soil solution (see eg. (Marschner, H., 1995). The effect of defoliation on soluble carbohydrate is poorly documented. To our knowledge, the only available data are those by Caldwell who showed a decrease in the pool of non structural carbohydrate in roots after defoliation, but without important reallocation to new growing shoots, which suggests a possible increase or carbohydrate exudation by roots (Caldwell, Richards et al., 1981). Because the compensation of primary production is dependent on nitrogen availability and, consequently, on soil microorganism dynamics, more research is needed on the impact of clipping on root carbon exudation (Marschner, 1995).

Both mechanisms, increase of specific root uptake of nutrients and soil nitrogen mineralisation rate, could explain the effect of the clipping-fertilisation interaction on the nitrogen yield in total phytomass in our experiment. With clipping alone, the nitrogen yield in total phytomass would increase only if clipping is frequent, i.e. if clipping induced higher carbon exudation by roots and soil nitrogen mineralisation (C_2N_0 compared to C_1N_0 and C_0N_0). With clipping and fertilisation, the higher nitrogen mineralisation rate and the better efficiency of nutrient uptake by roots, i.e. the better utilisation of N-fertiliser, would lead to high nitrogen yield in total phytomass (C_1N_1 and C_2N_1 compared to C_1N_0 , C_2N_0 , C_0N_0 and C_0N_1).

Implications for herbivores

The biomass production of yield to grazers was higher under moderate clipping and fertilisation. The nitrogen content of the yield to grazers was higher when clipping was done

twice a month (even without fertilisation) and once a month with fertilisation. From the herbivore point of view, clipping in Lamto can result in a better quality of the pasture as found in other studies (Caldwell, Richards et al., 1981). Defoliation was already found to enhance the above-ground nitrogen yield to grazers in mixed-grass prairie (Turner, Seastedt et al., 1993, Green et Detling, 2000). So, even if moderate grazing (moderate clipping pressure and fertilisation) does not lead to the increase of AGP, it can lead to a better nutritional status of grasses for herbivores because nitrogen plays a key role in all metabolic processes and then is also a limiting factor for herbivore growth and reproduction (Mattson, 1980).

Implications for humid savannah management

The increase of the nitrogen yield to grazers is a strong modification of the nitrogen cycle because it can be an additional output of nitrogen from the ecosystem. As suggested by De Mazancourt (de Mazancourt, C., 1995), the sustainability of herbivory in nutrient-poor savannahs such as Lamto obviously depends on the intensity of the additional losses of nitrogen induced by the herbivores. In our experiment, the compensation of AGP was only possible with N-fertilisation. In natural conditions, the fertilisers are the dung and urine of the animals. Due to the tufted structure of the grasses cover in Lamto, the nitrogen and other nutrient cycles are very patchy. In these conditions, we do not see how the spatial pattern of dung and urine deposition could fit the spatial pattern of the nitrogen uptake by plants. So, it can be predicted that this type of humid savannah is very sensitive to over grazing and that herbivory is sustainable only at low intensity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our gratitude to R. Vuattoux and S. Konate, Directors of the Lamto Ecological Research Station (National University of Côte d'Ivoire) for all the facilities they offered us in

the field and to J. Gignoux for his advice and comments. We would particularly like to thank Danièle Benest, Kouassi Etienne, Loukou Martin, Marcel and Philippe Breton for their technical assistance. This work was funded by CNRS and CIRAD.

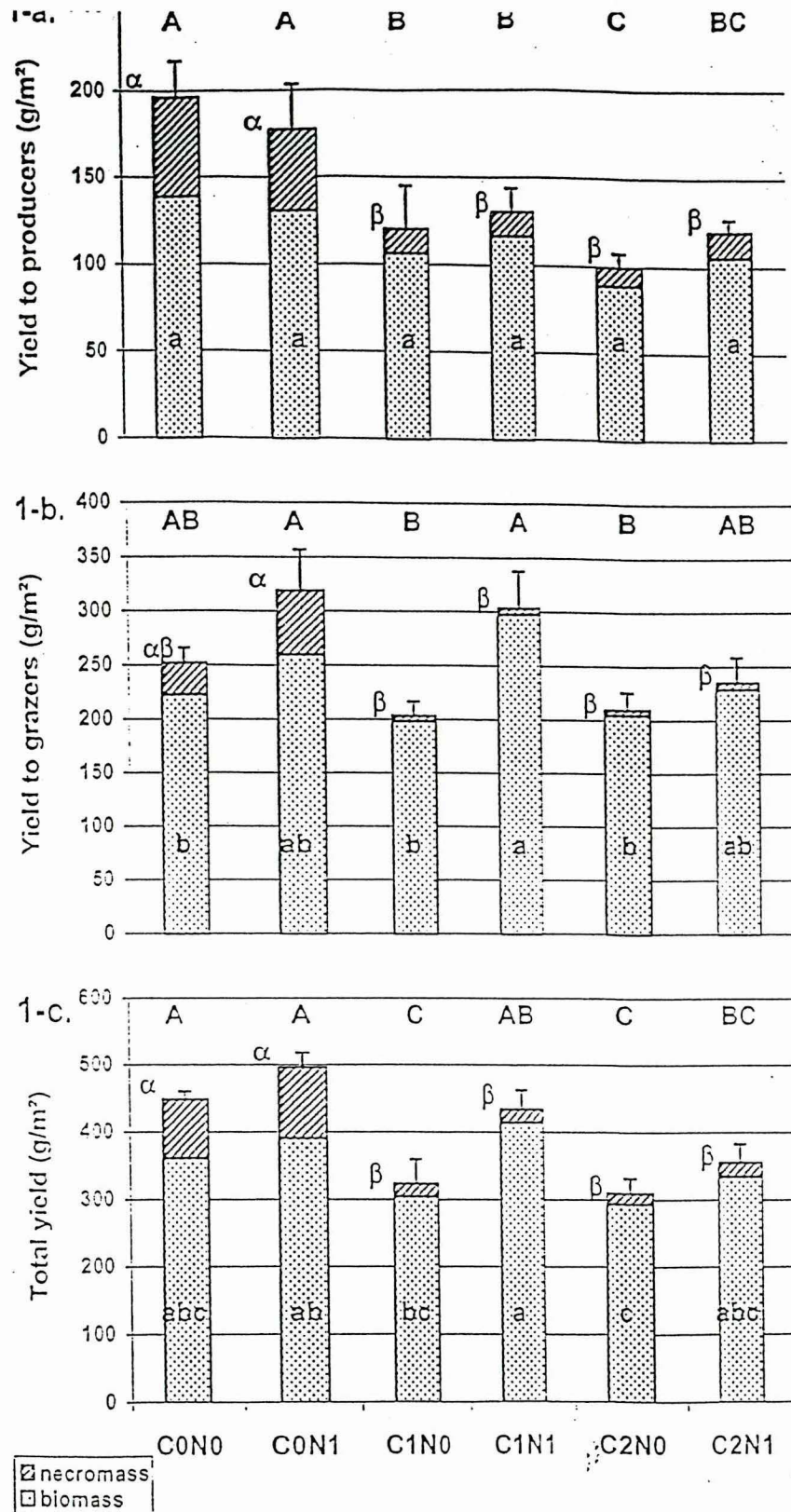


Figure 1 : Yield to producers (a), yield to grazers (b) and total yield (c) for the different clipping treatments (no clipping, C₀N₀; clipping once a month C₁N₀ and clipping every second week C₂N₀) and the clipping*fertilization treatments (no clipping, C₀N₁; clipping once a month C₁N₁ and clipping every second week C₂N₁). Every column is the sum of biomass and necromass data. Different letters indicate significant difference between treatments.

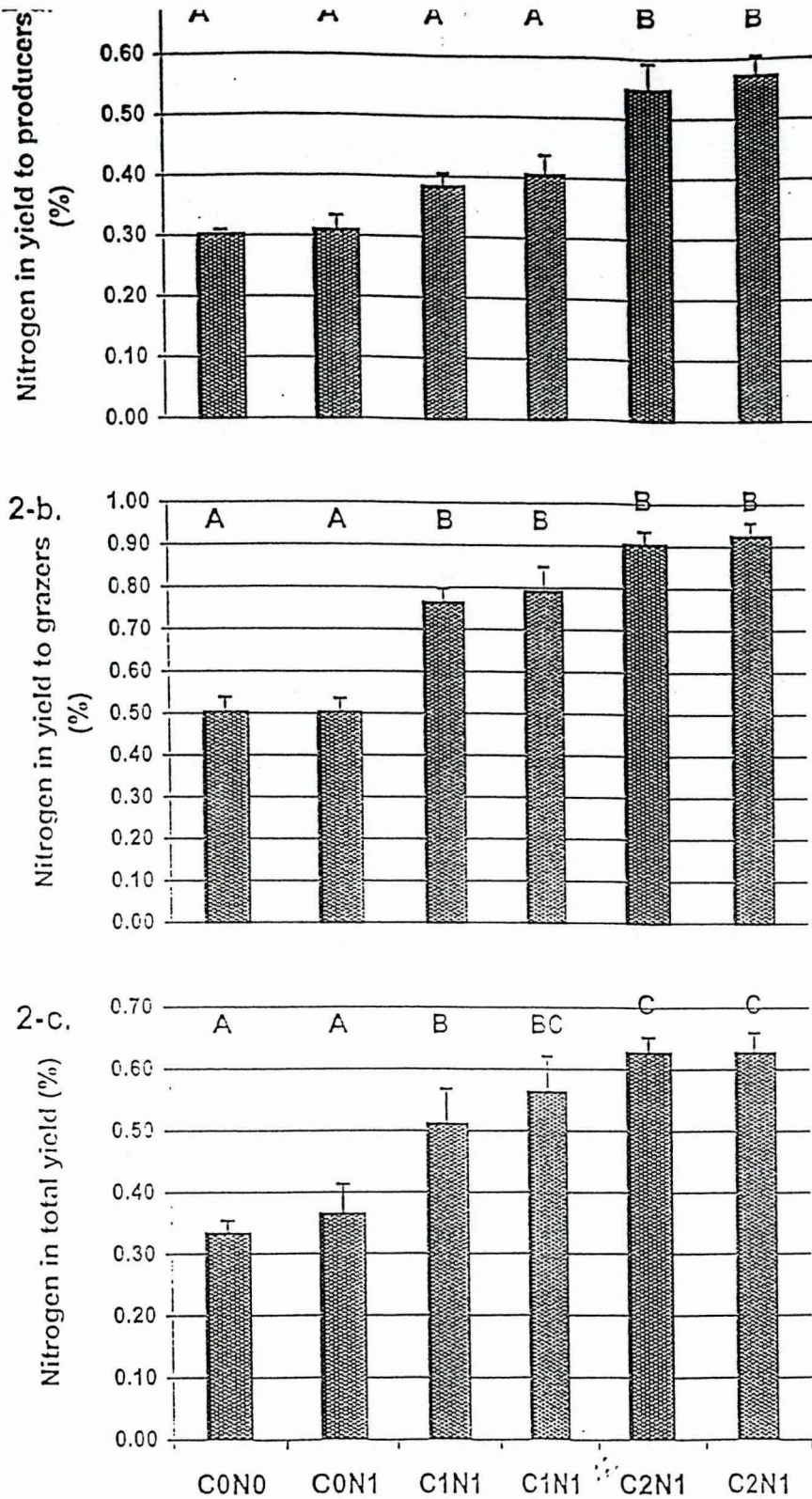


Figure 2 : Nitrogen concentration of yield to producers (a), nitrogen in yield to grazers (b) and nitrogen in total yield (c) for the different clipping treatments (no clipping, C₀N₀; clipping once a month C₁N₀ and clipping every second week C₂N₀) and the clipping*fertilization treatments (no clipping, C₀N₁; clipping once a month C₁N₁ and clipping every second week C₂N₁). Different letters indicate significant difference between treatments.

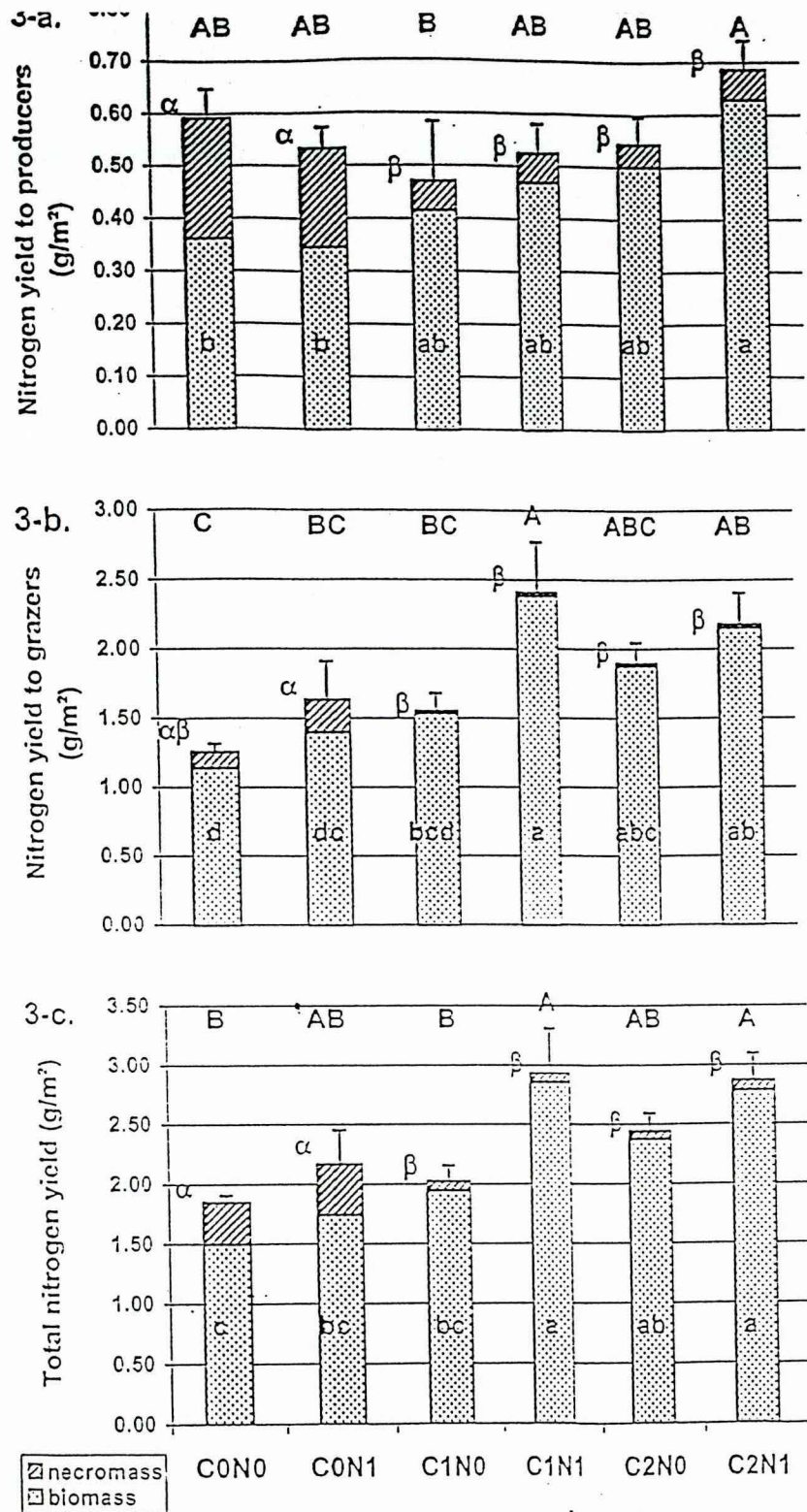


Figure 3 : Nitrogen yield to producers (a), nitrogen yield to grazers (b) and total nitrogen yield (c) for the different clipping treatments (no clipping, C₀N₀; clipping once a month C₁N₀ and clipping every second week C₂N₀) and the clipping*fertilization treatments (no clipping, C₀N₁; clipping once a month C₁N₁ and clipping every second week C₂N₁). Every pillar is the sum of biomass and necromass data. Different letters indicate significant difference between treatments.

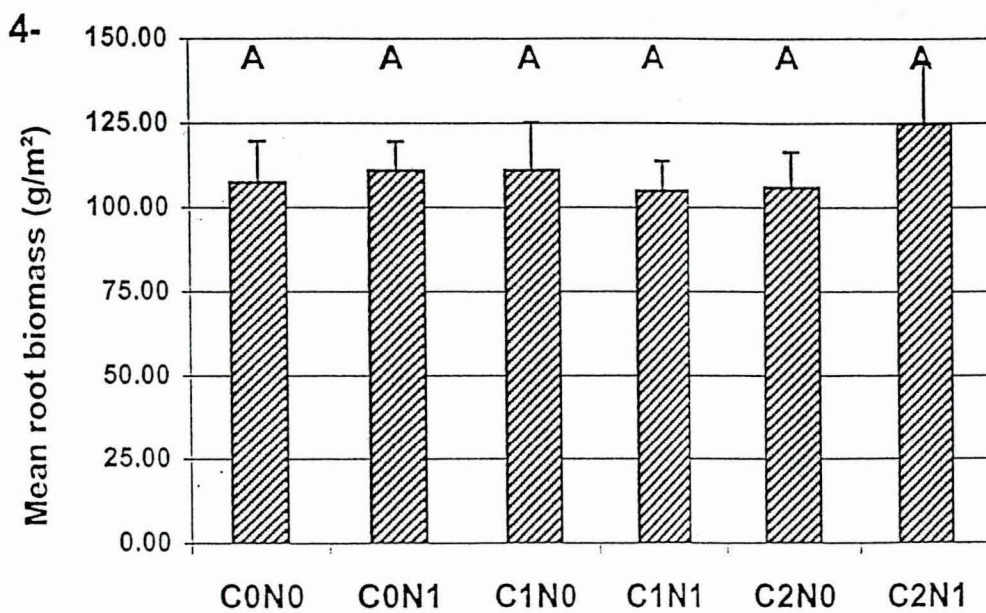


Figure 4 : Mean root biomass for the different clipping treatments (no clipping, C₀N₀; clipping once a month C₁N₀ and clipping every second week C₂N₀) and the clipping*fertilization treatments (no clipping, C₀N₁; clipping once a month C₁N₁ and clipping every second week C₂N₁). Different letters indicate significant difference between treatments.

Conclusions résumées

Dans cette savane peu soumise à l'herbivorie et pauvre en azote, l'HOH est validée pour une simulation de pression d'herbivorie modérée (fréquence de coupe modérée et azote).

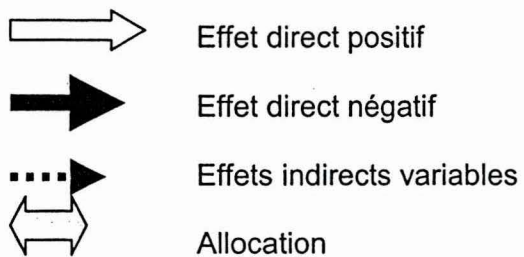
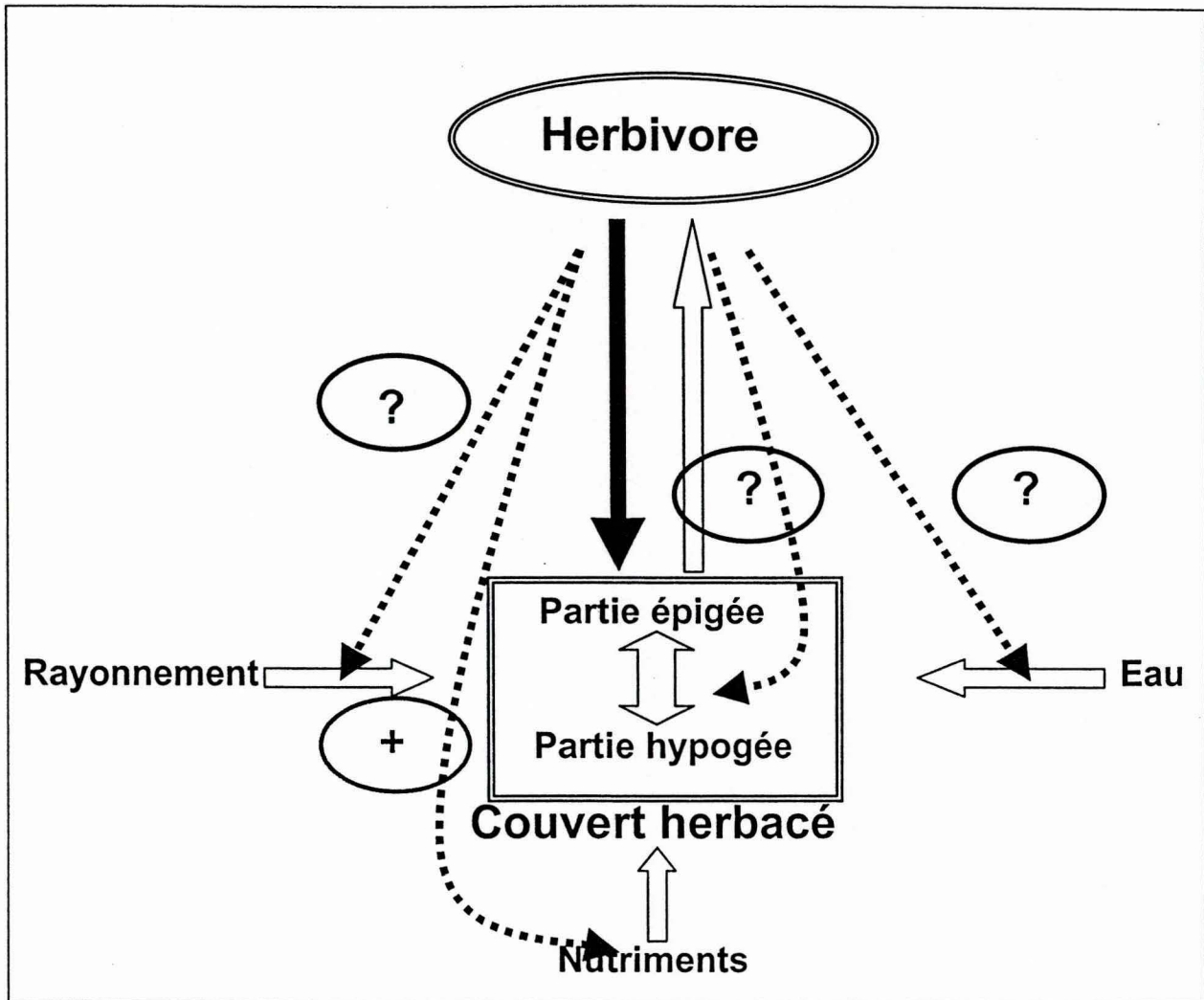
L'ensemble des résultats suggère des modifications des interactions entre la plante et l'herbivore (Schéma 5) :

- La coupe diminue la quantité de nécromasse, améliore donc l'accès à la lumière pour la biomasse résiduelle et, dans le cas d'une pression modérée, permet un maintien de la production primaire.
- L'impact positif de la fertilisation sur la production primaire n'est visible que lorsque la plante est stressée par la coupe. Cette absence d'effet simple semble due à la structure spatiale des racines, ramassées sous la touffe et à la conservation de leur fonctionnement.
- Mais la fertilisation associée à la coupe a un effet positif sur la production primaire nette (NPP). La légère sur-compensation de la NPP lors de coupe modérée pourrait s'expliquer par une modification du fonctionnement de la plante. Sans modifier sa masse racinaire, elle peut profiter de l'acquisition suffisante de carbone par la partie épigée restante pour exsuder davantage de carbohydrates et favoriser ainsi la minéralisation de l'azote du sol. De plus, les capacités de prélèvement d'azote par les racines pourraient être augmentée lors de la coupe.

D'après ces résultats, on peut conclure que l'herbivore a intérêt à revenir de façon régulière sur la pâture où la production végétale reste équivalente mais de meilleure qualité puisque plus riche en azote. Cependant, cet impact positif reste conditionné à un apport en nutriments. Si les herbivores, par leurs déjections, peuvent apporter de tels nutriments il est

par contre discutable que ce dépôt se fasse sur la pâture et sur les touffes, ou de façon homogène.

Schéma 5 : Interactions herbivore-couvert herbacé et ses conséquences



6*3- Impact à court terme du broutage à l'échelle du rameau

(Article soumis)

Problématique

Une « optimisation du broutage » pour l'herbivore sous-entend un accroissement de l'appétence de la canopée, laquelle dépend de la concentration en nutriment, tels que l'azote ou le phosphore et en composés secondaires, tels que les tannins (Cooper, Owen-Smith et al., 1988). Une forte concentration foliaire en défenses chimiques (tannins) a été observée après broutage (Owen-Smith, N., 1982). Pourtant certains auteurs ont noté un accroissement de la teneur en nutriments et une réduction des défenses chimiques après passage de l'animal (e.g. (du Toit, Bryant et al., 1990)). Cette contradiction (amélioration de la qualité de la végétation en réponse au broutage) met en évidence l'importance du type de broutage (Lehtilä, Haukioja et al., 2000) et du pas de temps considéré (Danell, Bergström et al., 1994).

Dans cet article, on s'est intéressé au caractère attractif des pousses de la canopée de deux arbustes épineux très appréciés des grands herbivores (*Acacia nilotica* et *Dichrostachys cinerea*). La coupe de la pousse terminale, la plus accessible pour l'animal, permet d'évaluer la réponse de la branche par modifications de la qualité des pousses restantes. Ces arbustes possèdent tous deux des défenses morphologiques et chimiques mais dans un laps de temps court, seules les défenses chimiques peuvent être mise en œuvre afin de réduire l'attractivité de la canopée et éloigner l'herbivore. Afin de tester la qualité de la canopée dans les jours suivant le broutage (coupe de la pousse apicale) on a déterminé si il y avait une modification 1) de la concentration en azote et 2) de la concentration en tannins des pousses les plus proches. Cette réponse « immédiate » détermine l'intérêt pour l'animal à brouter un arbre récemment visité, et détermine donc en partie son comportement alimentaire.

**Short term changes in shoot palatability in response to browsing:
a clipping experiment on two African savannah shrub species.**

HELENE LERICHE^{1,2}, HERVE FRITZ³, XAVIER CHRISTOPHE¹,
DANIELLE BENEST¹, MARIE-FLORENCE GRENIER-LOUSTALOT⁴,
DOMINIQUE DULIEU²

¹ *Laboratoire d'Ecologie ENS, UMR 7625 CNRS, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris, France*

² *CIRAD Zimbabwe, Po Box 1378, Harare, Zimbabwe*

³ *CNRS- UPR 1934, Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, 79360 Beauvoir-sur-Niort, France*

⁴ *CNRS, Service central d'analyse, Chemin du Canal, B.P. 22, 69390 Vernaison, France*

Correspondence:

H. Leriche

KEYWORDS

Acacia, Dichrostachys, herbivory, nitrogen, tannin

ABSTRACT

The concept of “grazing optimisation” states that grass primary production could increase with grazing intensity up to a maximum at a moderate rate of herbivory. Although woody plants are well known to develop defences against herbivores, either constitutive or induced, results from experiments and field studies have shown that woody plants could also increase their primary production in response to tissue removal, hence a potential for browsing optimisation. The modification of nutrient content and chemical defence balance in the plant may in fact induce an increase in palatability of woody plants when they are browsed.

In this paper, we explore the short term changes (within 18 days) in palatability in response to browsing of two species, *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea*, commonly browsed by ungulates in African savannahs. This was done through a clipping experiment of the apical shoots of branches situated at an accessible height for ungulates. Three different clipping frequencies were applied as treatments on fenced-off bushes, at the beginning of growing period.

For *Acacia nilotica*, we found that the biomass of green shoots and the nitrogen concentration were maintained for high clipping frequencies compared to controls, while tannin contents did not change. For *Dichrostachys cinerea*, no difference was found between clipped branches and controls. The results on *Acacia nilotica* generally support the existence of an “immediate feed-back loop” which increases palatability of remaining shoots. Palatability of *Dichrostachys cinerea* branches was not modified by any clipping treatment. The constant or increase in palatability of branches on days after pruning, compared to non-pruned branches, suggests an interest for browsers to re-browse the same branches, and thus may have implications for rangeland management.

INTRODUCTION

Studies on the effect of herbivores on plant productivity suggest three alternative scenarios : productivity declines, is maintained or increases (Hilbert, Swift et al., 1981). The third one was shown for low to moderate levels of herbivory by grazers in East African savannahs (Herbivory Optimisation Hypothesis) (McNaughton, 1979). This led to the “grazing optimisation” hypothesis, stating that primary production or even plant fitness could increase with grazing intensity up to a maximum at a moderate rate of herbivory (Dyer, DeAngelis et al., 1986, Paige et Whitham, 1987). The general application of this “grazing optimisation” hypothesis was contested by experimentation and modelling research (Belsky, 1986, Bergelson, J. *et al.*, 1996, Biondini, Patton et al., 1998), and is still debated although it is increasingly accepted to be condition-dependent (de Mazancourt, Loreau et al., 1998).

Similar debates have started for the browser-woody plants systems (Danell, Bergström et al., 1994) and some experiments and field studies in temperate ecosystems or savannahs on shrub or tree canopies have shown an increase of primary production in response to tissue removal (e.g. (Pellew, R. A., 1983, Danell, Huss-Danell et al., 1985, Oba, G. & Post, E., 1999, Gadd, Young et al., 2001)). Whether these responses are adaptive and/or incidental is still under discussion (Strauss et Agrawal, 1999, Tiffin, P., 2000). Either way, the existence of an increase in primary production as a consequence of browsing is a necessary condition for the existence of an optimisation process. The idea of a “browsing optimisation” may thus be relevant in the context of the relationships between browsers and trees or shrubs.

From a herbivore’s point of view, the plants have to provide both biomass and nutrient i.e. forage quality is as determinant as forage quantity (Bergman, Fryxell et al., 2001). Hence, the hypothesis of “browsing optimisation” should occur only if the palatability of the plant, which depends on the relative concentration of nutrient (e.g. nitrogen, phosphorus) and secondary compounds (e.g. tannins, monoterpenes) is increased (Cooper et Owen-Smith, 1985,

Cooper, Owen-Smith et al., 1988). Both nutrients and secondary metabolites concentrations may change in response to browsing. For instance, an increase of tannins in tree leaves may be expected as a response to browsing to reduce leaves palatability and avoid further herbivore damage (Owen-Smith, 1982, Karban, R. *et al.*, 1999). Conversely the reduction in tannins and increase in shoot nutrient content in *Acacia nigrescens* after browsing resulted in an increase in palatability (du Toit, Bryant et al., 1990). Elephant browsing on *Terminalia* (Buechner, H. K. & Dawkins, H. C., 1961) and moose browsing on *Betula* (Bergström, 1992, Danell, Bergström et al., 1994) have been shown to increase leaf palatability.

However, plant responses to herbivory are not only a function of the type of vegetation removal (plant parts and biomass) (Lehtilä, Haukioja et al., 2000) but also depend on the time scale at which it occurs (Danell, Bergström et al., 1994). Most of investigations on these processes have been carried out on medium to long term time scale: seasons (du Toit, Bryant et al., 1990, Honkanen, T. *et al.*, 1994) or years (Danell, Bergström et al., 1994). Studies of short term responses of vegetation to mammalian herbivory are scarce, although a short time scale may be most appropriate for evaluating herbivore feeding (Provenza, 1995). Few experiments have measured reaction on a monthly basis (Teague, 1985, Gowda, 1997).

In this study, we investigated the short term (a few days) changes of shoot palatability after a simulated browsing on two shrubs (*Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea*) commonly browsed by wild and domestic mammalian herbivores (impalas *Aepyceros melampus* and goats). This experiment was carried out on the terminal part of branches i.e. those accessible to herbivores, to investigate the dynamics of forage availability for browsers. *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* are both shrubs with physical defences (e.g. thorns) and chemical ones (polyphenols) and *Acacia nilotica* is known to mainly react through increase in density of thorns (Brooks et Owen-Smith, 1994). However, in the very short term, only chemical defences can be induced to avoid herbivory by reducing the palatability of the

accessible shoots. Conversely, the “browsing optimisation” hypothesis suggests an increase in palatability through high nitrogen content and low level of the inducible defences such as tannins. We therefore examined the questions: 1) does browsing of the apical shoot lead to an increase or a decrease of nitrogen content in the remaining shoots on the branch ? 2) does tannin concentration change in the days following herbivory ? We then discuss the implications for browsers and their interest to re-browse in a short time on the same area.

MATERIALS AND METHODS

Study site and experimental design

The study area is located in a communal land, in the middle Zambezi valley (Zimbabwe) between 30°00 and 31°00 long. East and 15°30 and 16°20 lat. South. The area is characterised by the former floodplains of the Zambezi river basin, at an altitude of c. 400 meters. The climate is dry tropical, with low and very variable annual rainfall (average 450 to 650 mm/year), and mean annual temperature of 25°C. Two seasons are clearly defined: a rainy season from December to March, and a long dry season from April to November. Browsing pressure on the experimental site was low in previous years with a density of mammalian wild browsers (impala *Aepyceros melampus* and kudu *Tragelaphus strepsiceros*) of about 0.011 herbivore/ha (N. Gaidet, unpublished ms). One year before the experiment, an exclosure, 2 meter high, was built to prevent browsing by large herbivores. The two main woody plant species in the exclosure are *Acacia nilotica* (51 shrubs, mainly higher than 2 m) and *Dichrostachys cinerea* (61 shrubs, mainly lower than 2 m). Both shrub species developed morphological defences against browsing (spines and thorns) and secondary compounds (e.g. tannins, monoterpenes). However, they are two of the favourite woody plants in the diet of impalas and kudus, especially during the spring flush (Dunham, K. M., 1980, Owen-Smith,

1982). This experiment was then carried out during the flushing period, i.e. late November/early December 1999.

Field protocol

Forty shrubs of each species were randomly chosen within the *Acacia nilotica* group (bushes higher than 2 m) and the *Dichrostachys cinerea* group (individuals lower than 2 m). On each woody plant, five branches were identified at ca. 1.5 meter height (favourite browsing height of impala (du Toit, 1990)), one branch on each of the five sectors of canopy (canopy was divided in five equal sectors with string from the top to the ground). On each branch, an impala bite was simulated by clipping with pruning shears. Even though clipping is not the same as browsing (Baldwin, I. T., 1990), because of the potential growth responses of plants from deposits of saliva (Matches, A. G., 1992), clipping should provide a first approach to the response of branches to browsing. The young shoots (bud and green branch up to the first spine) were removed as can be observed under natural browsing on such trees (Cooper et Owen-Smith, 1986) because they are more nutritious and less packed with indigestible structural compounds such as cellulose and lignins (Harper, J. L., 1977). Three different clipping patterns were applied to both shrub species. On the first clipping date (day 1), the apical shoot of each of the five individual branches was clipped on all the trees involved in the clipping treatment. On a second date (days 3, 7 or 15 in function of the clipping treatment), on the same branch, the terminal shoot (the most proximal shoot remaining from the previous clipping date) was clipped. On the last date, day 18 (for all clipping treatments), the terminal shoot remaining on the same branch was clipped. The three clipping treatments were then: (C1) clipping day 1, day 3 and day 18, (C2) clipping day 1, day 7 and day 18, (C3) clipping day 1, day 15 and day 18. At each clipping date (days 1, 3, 7, 15 and 18), the terminal shoot of five branches was clipped on control trees (C0) (five control trees and five

branches per tree, identified as for the clipping treatment). The vegetation clipped on day 1 and day 18 for each treatment was collected to be analysed in order to test any impact of clipping on the palatability of the remaining terminal shoots in a short time. The five shoots clipped on the five branches on the same tree on the same day were mixed in larger sample. All vegetation samples were dried at 60°C for several days.

Chemical analyses

Dry samples were milled in a rotor speed mill (Fritsch). Nitrogen and carbon concentrations were measured with an elemental analyser (NA 1500 series 2, Fisons). Total tannin concentrations were measured by spectrometry (525 nm) (International Organisation for Standardisation ISO 9648, 1988).

Statistical analyses

For each tree species, the differences in green shoot biomass, nitrogen, carbon and tannin contents were analysed with an ANOVA, GLM procedure in SAS (SASInstitute, 1990).

RESULTS

Young shoot biomass on *Acacia nilotica*, was reduced after 18 days for C0 ($F_{1,8} = 6.88$; $P = 0.030$) and C3 ($F_{1,8} = 5.48$; $P = 0.047$) whereas the young shoot biomass of C1 and C2 was the same on day 1 and day 18 (C1: $F_{1,8} = 0.08$; $P = 0.783$ and C2: $F_{1,8} = 0.97$; $P = 0.354$) (*figure 1*). Reduction of the terminal green biomass on C0 and C3 suggests the secondary differentiation of the stem and the reduction of the green part of the shoots. Such differentiation seems to be delayed for the two other clipping patterns, C1 and C2. On *Dichrostachys cinerea*, the young shoot biomass was the same on day 1 and day 18 for the

four treatments (C0, C1, C2 and C3) (*figure 1*). Secondary differentiation of the green stem of shoots did not occur either for control trees or for clipped ones.

A reduction of nitrogen content in the green shoots of *Acacia nilotica* control trees (C0) occurred after 18 days ($F_{1,8} = 27.00$; $P = 0.0008$) (*figure 2*) and the nitrogen/carbon ratio was found near to be significantly different on day 18 compared with day 1 ($F_{1,8} = 34.00$; $P = 0.1026$) (*figure 3*). The change seemed mainly due to the relative increase in carbon content ($F_{1,8} = 6.89$; $P = 0.0304$) with the progressive secondary differentiation of stems and the increase of the proportion of structural compounds such as cellulose and lignin. The occurrence of the secondary differentiation is confirmed by the reduction of the green part (*figure 1*). The nitrogen/carbon ratio of *Dichrostachys cinerea* control tree shoots (C0) did not change between the two dates ($F_{1,8} = 0.51$; $P = 0.494$) (*figure 3*).

Nitrogen content in green shoots of *Acacia nilotica* was still high after 18 days for the trees C1 and C2 and not significantly different from nitrogen content on day 1 (C1: $F_{1,8} = 0.57$; $P = 0.471$ and C2: $F_{1,8} = 0.49$; $P = 0.346$). On the other hand, the nitrogen content in green shoots of C3 was lower after 18 days ($F_{1,8} = 12.80$; $P = 0.0072$) as were controls (C0) (*figure 2*). For *Dichrostachys cinerea*, there was no impact on the nitrogen concentration of shoots due to clipping. There was no difference either between controls and clipped or between dates for clipped trees (*figure 2*).

In *Acacia nilotica* shoots as in *Dichrostachys cinerea* ones, the tannin concentration in shoots of control trees (C0) stayed constant between day 1 and day 18 (*figure 4*). No difference was found between clipped (C1, C2, C3) and control trees (C0) for both species at the end of the experiment (*figure 4*).

DISCUSSION

In savannah ecosystems, several studies were done on tree responses to browsing by mammals such as impalas or goats (e.g. *Acacia tortilis* and *nigrescens* (du Toit, Bryant et al., 1990), *Acacia karoo* (Teague, 1985), *Acacia Tortilis* (Oba, 1998)), but few were done on *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea*, although both species are among the main woody plant resources for domesticated or wild herbivores in these ecosystems (Monro, 1980, Owen-Smith, N. & Cooper, S. M., 1987).

With the clipping treatments, the side shoots were expected to grow as it was demonstrated in response to terminal shoot removal the following year on *Acacia depranobium* (Gadd, Young et al., 2001). Our results showed a constant green shoot biomass and so a delay of the secondary differentiation of stem: *Acacia nilotica* shrubs had started their secondary differentiation, as shown by reduction of the green biomass in shoots on control trees and C3, whereas C1 and C2 clipping treatments delayed the secondary differentiation of the side-shoots left (green shoot biomass still high on clipped branches, C1 and C2). In *Dichrostachys cinerea* the secondary differentiation seems not to have started yet (the green shoot biomass did not decrease during the 18 days on controls) at the time of the experiment.

The nitrogen content in the remaining shoots of *Acacia nilotica* branches under clipping C1 and C2 was higher than in the controls and C3 on day 18. This is consistent with results from other studies on other similar fodder shrub species, although at a different time scale (du Toit, Bryant et al., 1990). This increase of nitrogen content in side shoots after clipping the apical one is likely related to the reduction of the apical dominance as was shown by other studies (e.g.(Hjälten, Danell et al., 1993)). Removing the apical shoot probably change the hormonal balance (Moorby, J. & Wareing, P. F., 1963), and the allocation of nutrients among shoots. However, such different allocation does not seem to occur in clipping

C3 compared to C1 and C2. Two clippings in less than a week (C1: days 1 & 3; C2: days 1 & 7) led to a response of the side shoot left, suggesting a role of the frequency of clipping on induced reactions of the branch. Teague (1985), working on *Acacia karoo*, also found a defoliation level, frequency and intensity, below which the tree did not react. This difference in response to treatments is consistent with the fact that the plant reaction is a dynamic process and hence a function of the quantity of vegetation clipped (Teague, 1989, Bryant, J. P. *et al.*, 1992) and the frequency of clipping (Pellew, 1983, Teague, 1989, du Toit, Bryant *et al.*, 1990, Palo, R. T. *et al.*, 1993, Danell, Bergström *et al.*, 1994).

In *Dichrostachys cinerea* branches, such change in the nutrient allocation pattern did not seem to occur in the remaining shoots. But it is likely that secondary differentiation had not started (as discussed above): at the time of the experiment the shoots may have been too young to let us see any response to the removal of the apical dominance.

There was no change in tannin concentration of shoots in any treatments for both shrub species. This suggests that these shrub species have higher tolerance to browsing. In fact, *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* both have physical defences to limit browsing pressure, and did not show short term chemical response, as in the case of a clipping experiment on other thorny tree species, *Acacia Tortilis* (Gowda, 1997). Moreover, at the beginning of the growing season, the carbohydrate storage (Teague, 1989) is low and plant chemical response against browsing, through carbon based compounds, will thus be limited because of the trade off between growth and defences (Coley, P. D., 1986). An additional analysis to separate the two broad classes of tannins, condensed and hydrolisable, may be needed to further explore these mechanisms. It is also possible that chemical defences such as alkaloids, may play a defensive role (Palo, Gowda *et al.*, 1993) but were not measured in this experiment.

In this experiment, we considered the branch reaction instead of the tree as in many studies. However, the branch autonomy depends upon the resource being considered (carbon, water or nutrients). Autonomy with respect to nutrients is still poorly documented but quite admitted for damage control and carbon content (Sprugel, Hinckley et al., 1991). In this experiment, *Acacia nilotica* were bushes higher than 2 m and *Dichrostachys cinerea* shrubs smaller than 2m. The difference in the response between the two species, in addition to their phenology, may be due to the position of the vegetation clipped: clipping in the low part of trees may not have the same impact as clipping on the top canopy of shrubs as it was shown in other ecosystems (Honkanen, T. et al., 1999).

CONCLUSION

On *Acacia nilotica* shrubs, repeated-clipping on the apical shoots within several days had an impact on the palatability of the most apical shoots left on the same branch. A higher nitrogen content and a constant tannin content in shoots left after clipping, imply a better palatability for browsers. This suggests a possible “immediate (weekly) feed-back loop” (figure 5) at the beginning of the growing season as described on *Acacia nigrescens* by du Toit et al (1990) on a seasonal basis (du Toit, Bryant et al., 1990). For *Dichrostachys cinerea* shoots, the green biomass, the nitrogen and tannin contents were not affected by any of the clipping treatments. The palatability of the shoots left was thus maintained after clipping.

According to these results, browsers may benefit from staying in the same area and regularly browsing the same plants, at least to a certain extent (Danell, Huss-Danell et al., 1985). The delay of the secondary differentiation, improvements in availability of green biomass and size of shoots, and positive changes in nutrient characteristics may be profitable for the individual forager to come back to these plants after the interval for maximal renewal of the attractive plants or plant parts. This type of cycling attendance to feeding patches has

already been shown in several species of herbivores (Drent, R. H. & Van der Wal, R., 1999) but had been poorly investigated in browsers despite its obvious interest for rangeland management.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Johan du Toit, Dave Hartung, Luc Abbadie and Pierre Poilecot for their useful contribution in setting the project and their comments on earlier version of the manuscript. We would like to thank Billy Butete, Audrey Ipavec, Nicolas Gaidet and the staff of The Biodiversity Project for their support during field experiments and data collection. This experimental design benefited from the financial support from the International Foundation for the Conservation of Wildlife, and from funds from the EU INCO-DC Mid-Zambezi project. The tannins analyses were carried out at the Service Central d'Analyse du Centre National de la Recherche Scientifique, Lyon (SCA-CNRS).

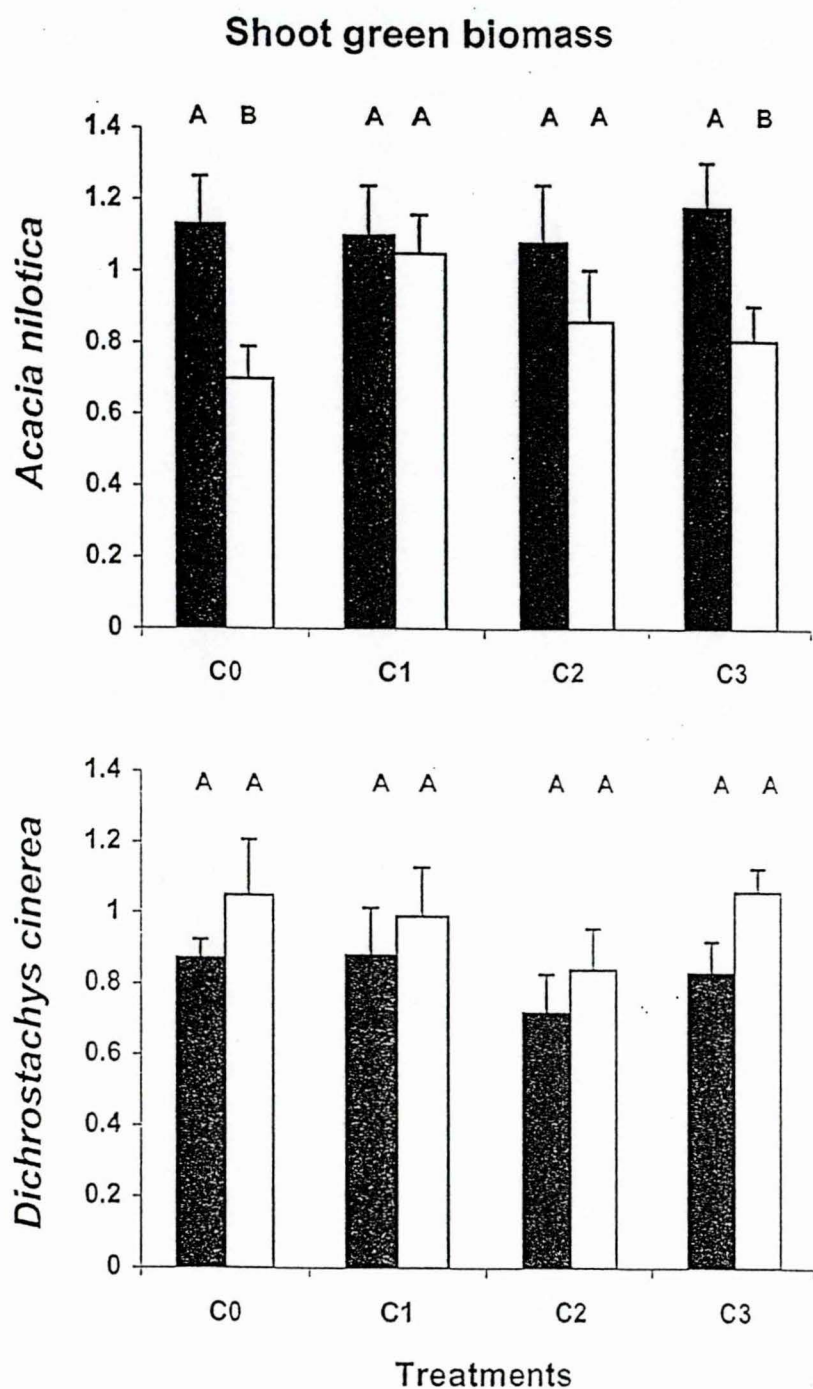


Figure 1. Shoot green biomass on day 1 (black bar) and day 18 (white bar) in response to the different treatments, of *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* branches (values are means \pm SD).

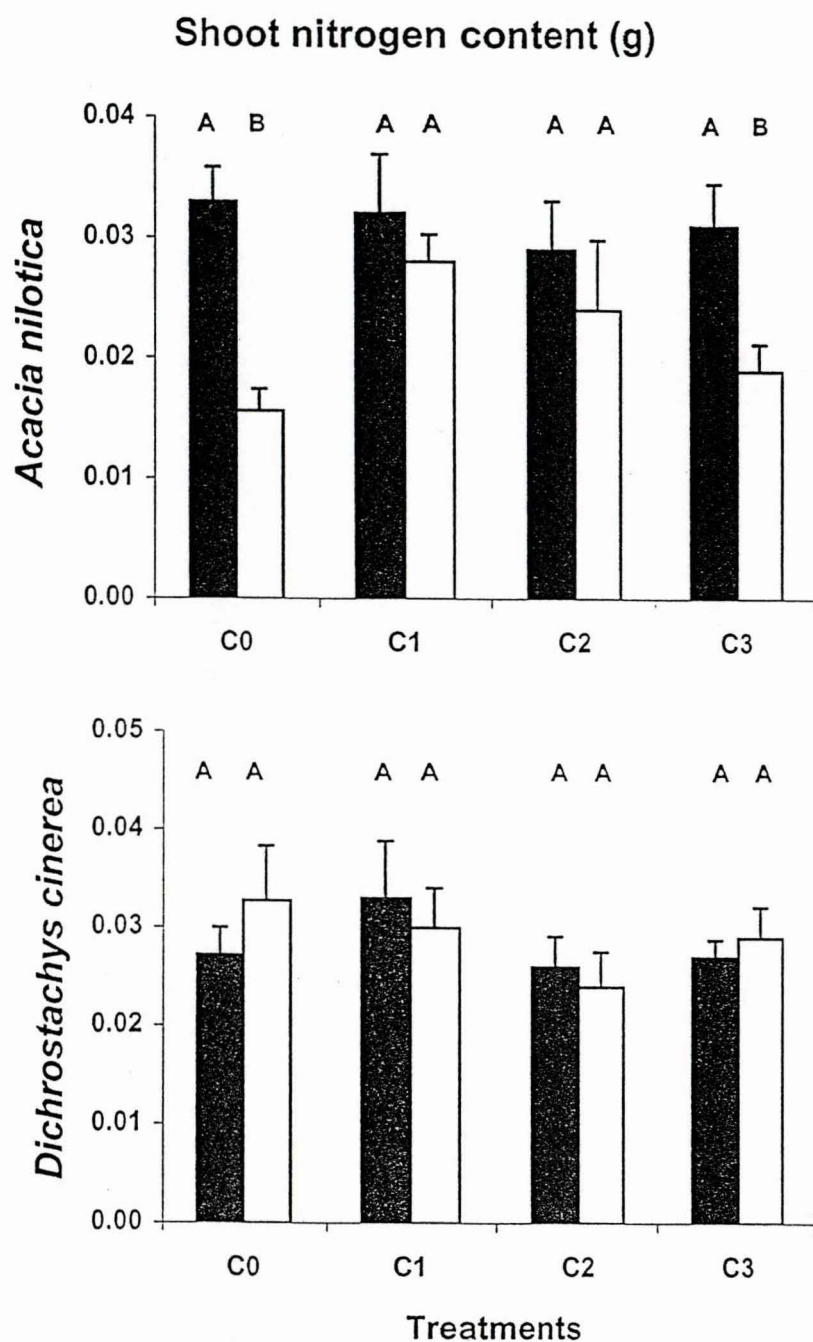


Figure 2. Shoot nitrogen content on day 1 (black bar) and day 18 (white bar) in response to the different treatments, of *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* branches (values are means \pm SD).

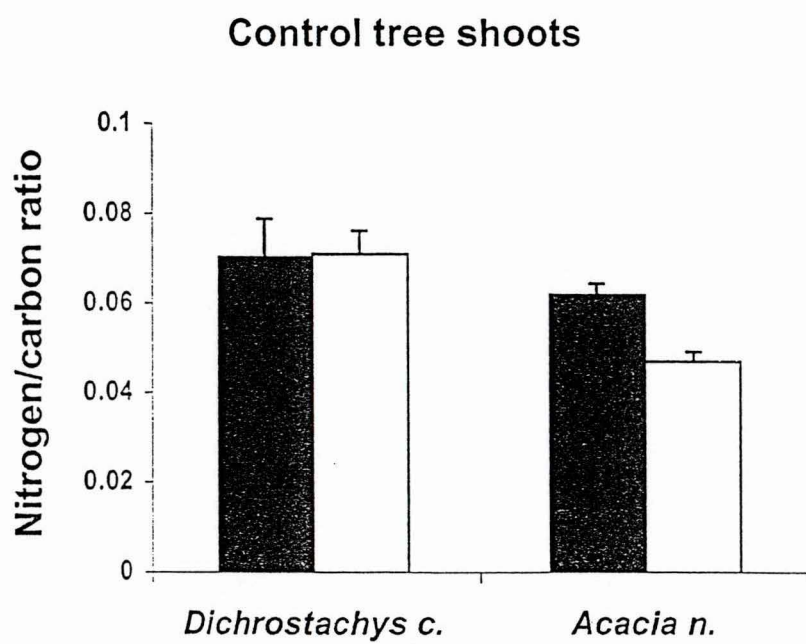


Figure 3: Nitrogen/Carbon ratio on day 1 (black bar) and day 18 (white bar) in control trees shoots of *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* branches (values are means \pm SD).

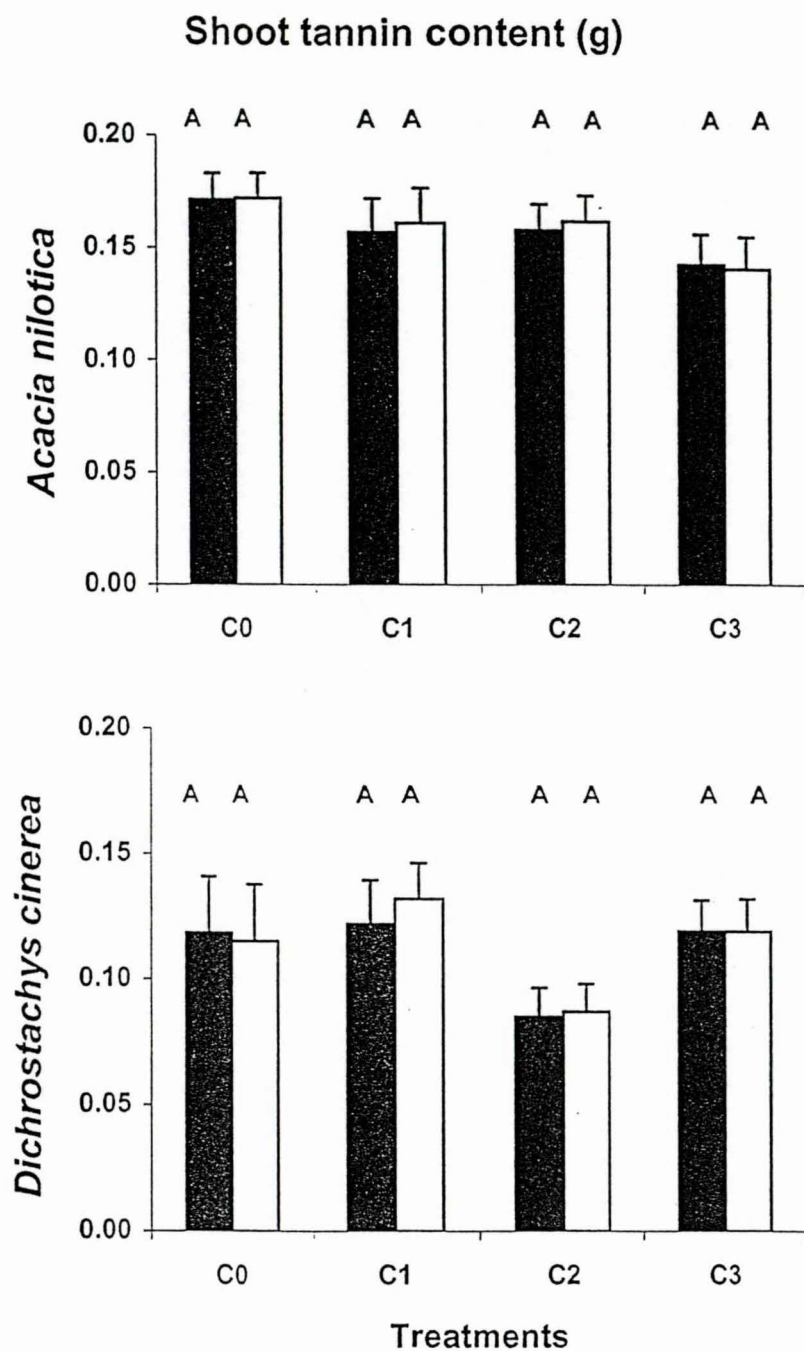


Figure 4. Shoot tannin content on day 1 (black bar) and day 18 (white bar) in response to the different treatments, of *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* branches (values are means \pm SD).

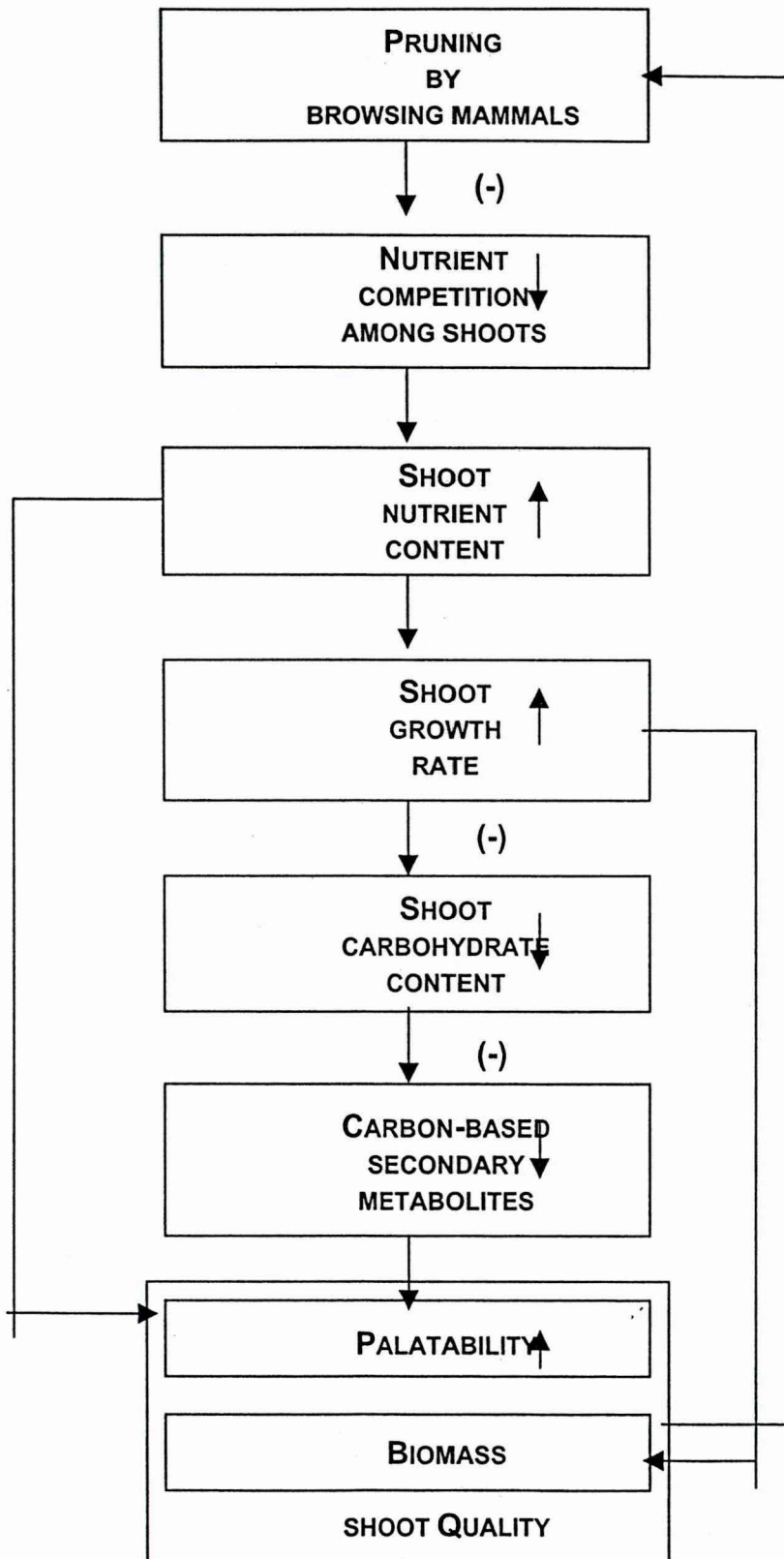


Figure 5. "Immediate feedback loop hypothesis"

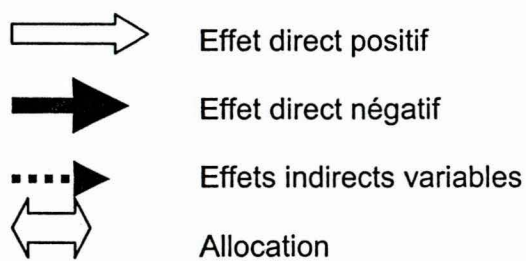
Conclusions résumées

Pour *Acacia nilotica*, une coupe très fréquente modifie la qualité des pousses adjacentes à celle qui a été coupée (Schéma 6). Leur partie verte reste importante, probablement par retard de la différenciation secondaire. Leur intérêt nutritionnel est amélioré par une augmentation de la concentration en azote et un maintien de la concentration en tannins. Ces résultats suggèrent une « boucle d'amélioration immédiate » du même type que la « boucle d'amélioration » décrite à l'échelle des saisons chez *Acacia nigrescens* (du Toit, Bryant et al., 1990).

Pour *Dichrostachys cinerea*, la quantité de biomasse verte, la teneur en azote et en tannins n'ont pas été modifiés par la coupe. L'attractivité de la canopée pour l'herbivore est donc maintenue.

D'après ces résultats, les brouteurs pourraient avoir intérêt à rester dans la même région et à brouter les mêmes arbres dans un laps de temps relativement court. Le retard dans la différenciation secondaire des bourgeons augmentant la biomasse verte disponible sur l'arbre tout comme les modifications positives de qualité devraient encourager l'herbivore à revenir brouter sur la même plante et sur les mêmes parties. De tels comportements sont importants à prendre en compte pour toute gestion de l'écosystème et si ils ont été décrits pour les pâtures (Drent et Van der Wal, 1999) ils sont encore peu étudiés dans les couverts arbustifs.

The diagram illustrates a feedback loop between a herbivore and a tree. At the top, an oval labeled "Herbivore" has a thick black arrow pointing down to a box labeled "Arbre". Inside the "Arbre" box, there is a smaller box containing "bourgeon apical" (top) and "branche" (bottom), connected by a double-headed vertical arrow. A small circle with a "+" sign is located next to the "branche" label. To the left of the "Arbre" box, a horizontal arrow labeled "Rayonnement" points towards it. To the right, a horizontal arrow labeled "Eau" points away from it. Below the "Arbre" box, an arrow labeled "Nutriments" points up into it. Dotted lines represent feedback loops: one from the "Herbivore" box to the "bourgeon apical" box, another from the "bourgeon apical" box to the "Herbivore" box, and a third from the "branche" box to the "Nutriments" arrow.



6*4- Impact de la pression de broutage sur les repousses accessibles

(Article en cours de rédaction)

Problématique

La dynamique des écosystèmes de savane est déterminée par la pression d'herbivorie imposée à la strate herbacée mais également à la strate arbustive (Van de Koppel, J. & Rietkerk, M., 2000). Or l'intérêt des herbivores pour des arbres déjà broutés a été noté et souligné comme un élément important pour la dynamique de la végétation de l'écosystème (Bergström, 1992).

Dans le cas particulier des arbustes épineux, possédant des défenses physiques et chimiques, il pourrait y avoir une augmentation de l'attractivité de la canopée pour l'herbivore après broutage. Le prélèvement expérimental des pousses (Gowda, 1997) mais également le broutage naturel (du Toit, Bryant et al., 1990), peuvent augmenter la qualité nutritionnelle de la végétation.

Dans ce travail, on a cherché à déterminer si les modifications induites par le broutage modifient la qualité de la canopée, encourageant ainsi un re-broutage, qui pourrait alors être responsable du déclin des populations d'arbustes (Pellew, 1983). En début de saison de croissance, dans une zone de savane arbustive fortement dégradée par une importante pression d'herbivorie, la qualité des jeunes pousses, apparaissant sur des branches ayant été broutées l'année précédente a été comparée à la qualité de celles de branches indemnes de toute trace de broutage. La réponse au broutage, en terme d'attractivité pour l'herbivore, a été qualifiée par l'analyse des teneurs en azote et des concentrations en tannins des pousses de branches broutées et non-broutées.

**Chemical responses of savanna thorn trees to browsing by
ungulates in a degrading woodland:
the Chobe riverfront, northern Botswana**

LERICHE, H^{1*}, DU TOIT, J.T.², RUTINA, L.³

¹CNRS Laboratoire d'Ecologie ENS, UMR 7625 CNRS, 46 rue d'Ulm, 75005 Paris, France; ²Mammal Research Institute, University of Pretoria, South Africa; ³Department of Wildlife and National Parks, Kasane, Botswana.

Correspondence:

H.Leriche

INTRODUCTION

From an evolutionary perspective, herbivory is generally considered to be the primary selective pressure behind a multitude of chemical and physical adaptations in plants, which reduce their quality as food for herbivores (Bryant, Provenza et al., 1991). In some terrestrial grazing systems, however, there are examples of co-evolved plant-animal relationships in which grazing mammals (McNaughton, 1979, McNaughton, S. J., 1984) and birds (Ruess, R. W. et al., 1989) can achieve a higher foraging return (intake rate of digestible nutrients) from closely grazed “lawns” compared to lightly grazed and taller swards nearby. In browsing systems the plant-animal relationships are rather more complicated, because woody plants are slower-growing and longer-lived than grasses and thus invest more resources in chemical and physical defences against herbivory (Rhoades, D. F. & Cates, R. G., 1976). Nevertheless, some studies on the responses of trees and shrubs to browsing have indicated that a process at least partially analogous to that proposed by McNaughton (1979) to explain “grazing optimization”, could apply under certain conditions to browsing systems as well (Danell, Huss-Danell et al., 1985, du Toit, Bryant et al., 1990, Skarpe, C. et al., 2000).

Birch trees (*Betula sp*) showed substantial compensatory growth following moderate levels of browsing by moose (*Alces alces*) and the abundance of subsequently available forage increased (Danell, Huss-Danell et al., 1985). Understanding such a response is complicated, however, by the fact that quantitative changes measured in new foliage are determined more by the type of browsing on a shoot than its intensity (Honkanen, Haukioja et al., 1999). For example, apical parts are able to compensate for simulated browsing by increasing shoot number whereas basal parts of the branch react only by increasing leaf size (Lehtilä, Haukioja et al., 2000). While experimental results suggest a potentially positive effect of browsing on woody plants in terms of the quality of foliage that is subsequently available to browsers as regrowth (Danell et Huss-Danell, 1985), there is in fact no single

coherent statement of the woody plants to natural browsing (Danell, Bergström et al., 1994). Field studies are therefore needed to investigate the various natural responses of woody plants to browsing by free-ranging indigenous ungulates, and this need is particularly relevant to sustainable rangeland management and conservation in African savannas. A few livestock species (mainly goats) have already virtually replaced indigenous African savanna browsers outside of protected areas before we have been able to develop a working understanding of woody plant – browser interactions in these systems (Cumming, D. H. M., 1982). What is known is that synergistic effects of large browsers and fire can transform woodland-savannas to grassland-savannas (Pellew, 1983, Dublin, H. T. *et al.*, 1990), while relatively small-bodied browsers such as impalas (*Aepyceros melampus*) can have powerful controlling influences on woodland regeneration (Prins, H. H. T. & van der Jeugd, H. P., 1993; Van de Koppel et Rietkerk, 2000). Hence, it appears that where browsing pressure is consistently high, ungulates are able to overcome woody plant defences and induce long-term changes to savanna vegetation.

In this paper we focus on a protected semi-arid savanna area along the Chobe River in northern Botswana, where the recovery of the indigenous browsing guild following severe episodes of hunting and disease, about a century ago, is associated with a steady degradation of what had previously been *Acacia-Faidherbia* woodland (Walker, B. H., 1989, Mosugelo, D. K. *et al.*, in press). We investigate the possibility that concentrated rebrowsing on individual thorn trees of various species in this system could represent a positive feedback loop, in which a browser-induced elevation in browse quality attracts rebrowsing on the same plants. The “browsing feedback loop” hypothesis was proposed by du Toit *et al.* (1990) to explain concentrated rebrowsing of *Acacia* trees. This has been supported by recent studies in Botswana that measured physical characteristics of shoots and leaves of various woody plant species following browsing and clipping (Bergström, R. *et al.*, 2000, Skarpe, Bergström et al.,

2000). Corroborative evidence of browsing-induced chemical changes come from hand pruning experiments on various *Acacia* species in East Africa, which showed that simulated browsing resulted in higher biomass of new shoots, higher foliar concentrations of nitrogen and no significant change in chemical defences (Gowda, 1997). In this study we aimed to test for leaf chemistry differences between browsed and unbrowsed shoots on the same plant, across three common savanna thorn tree species, where the browsing "treatment" had been naturally applied by the indigenous browsing guild. By sampling browsed and unbrowsed shoots from the same trees at the beginning of the growing season we could assume that if chemical differences were found they could be directly attributed to past browsing.

MATERIAL and METHODS

Study site

The study was conducted along the Chobe River in the northern part of Chobe National Park, Botswana, with the study area centred on 17°56'S; 24°56'E. The region is flat to gently undulating and the average altitude is about 1000 m. The climate in the study area is semi-arid, with hot and relatively moist summers and cool and dry winters. Rainfall mainly occurs between October and May with a mean annual precipitation of 685 mm. The ecology of this area is described by Stokke and du Toit (2000). The study area consisted of a transect 50 m wide and 9 km long, situated along a tourist road running parallel to the Chobe riverfront, <200 m from the floodplain and main watercourse of the river. The vegetation along this transect is characterised by riparian woodland on a Kalahari sandbed (deep, well-drained, nutrient-poor sands) and the main tree species are *Combretum imberbe*, *Acacia erioloba*, *Lonchocarpus capassa*, *Capparis tomentosa* and *Croton megalobotrys* (species nomenclature according to Coates Palgrave, 1993) (Coates Palgrave, K., 1993). Large mammalian

herbivores congregate in this region during the dry season due to the Chobe River being their only supply of surface water. The recovery of the elephant (*Loxodonta africana*) population in this area, following intensive hunting for ivory at the end of the 19th Century, has been associated with the degradation of the once famous Chobe riverfront woodland (Mosugelo *et al.*, in press). Furthermore, the browsing ruminants (especially impalas) have also increased following the rinderpest panzootic of the early 1900s, with the result that very high browsing pressure is apparently restricting woodland regeneration in this elephant-degraded landscape (Rutina, L. *et al.*, 2001).

Research design

Three tree species were chosen for this study among those favoured as browse plants by indigenous ungulates in southern African dystrophic savannas: *Acacia nigrescens*, *Acacia nilotica* and *Dichrostachys cinerea* (Cooper, Owen-Smith *et al.*, 1988, Owen-Smith, N., 1988). On either side (within 25 m) of the transect line (9 km long), five individuals of each tree species were chosen in the same size class (mean heights \pm SE: *Acacia nigrescens*, 2 m \pm 0.7; *Acacia nilotica*, 1.5 m \pm 0.3; *Dichrostachys cinerea*, 2.6 m \pm 0.4). Individuals within each species were chosen with as even spacing as possible along the transect length. From each individual plant, five shoots were clipped that had the apical tip pruned off by browsers ("treatment") and five shoots that had not been browsed ("controls"). Shoots were clipped off at a maximum length of 50 cm, measured into the canopy from the apical shoot, to include only foliage that would be accessible to browsers. Shoots were clipped with as even spacing as possible around the canopy, within the impala browsing height zone (du Toit, 1990). The current-season apical tips of the control (un-browsed) shoots were then clipped off and discarded to allow direct comparisons to be made between control and treatment shoots. For

both categories, all leaves were immediately stripped from the main shoot and all side-shoots and then mixed and air-dried in paper envelopes.

Chemical analyses

The dry leaf samples were milled in a rotor speed mill (Fritsch) and analysed for nitrogen (N) with a nitrogen analyser (NA 1500 series 2, Fisons). Results were expressed as percentage of dry matter. Total tannin (T) concentrations were measured by spectrometry at 525 nm (International Organisation for Standardisation ISO 9648, 1988).

Statistical analyses

Data were tested for normality and percent dry matter values of N were converted to proportions and then arcsine-transformed. Because control and treatment samples were collected and compared for each tree, there was no individual tree effect. For each tree species, the differences in leaf chemistry were analyzed with a pair-wise design in SAS (paired *t* test), to compare treatment and control shoots on each tree, across the five trees per species (SASInstitute, 1990).

RESULTS

Chemical analysis of shoots that had the apical tip pruned off by browsers (“treatment”) were compared with those of shoots that had not been browsed (“controls”) for each species.

Acacia nilotica

Nitrogen content was significantly higher in leaves of the branch which had the apical tip pruned off by browsers. Content of tannins was slightly to significantly decreased or unchanged in leaves of the branch which had the apical tip pruned off by browsers (Figure 1).

Acacia nigrescens

Nitrogen content was not significantly different between treatments and controls but slightly higher for branches which had the apical tip pruned off by browsers. Content of tannins was not significantly different between branches which had the apical tip pruned off by browsers and those which were not pruned (Figure 1).

Dichrostachys cinerea

Nitrogen content was not significantly different between treatments and controls but slightly higher for branches which had the apical tip pruned off by browsers. Content of tannins was not significantly different between branches which had the apical tip pruned off by browsers and those which were not pruned (Figure 1).

DISCUSSION

The results of this modest study provide corroborative evidence from a field study of natural browsing to support the findings of recent studies in which browsing was simulated by clipping (Bergström, Skarpe et al., 2000, Skarpe, Bergström et al., 2000, Gadd, Young et al., 2001). In thorn trees along the Chobe riverfront there was an overall pattern of increased N (and therefore crude protein) in shoots from which the apical tip had been previously browsed, while carbon-based secondary compounds (T and its covariates) were unchanged between browsed and unbrowsed shoots. This pattern was significantly apparent for *Acacia*

nilotica and apparent but not significant for *A. nigrescens* and *Dichrostachys cinerea*. Differences could have become more strongly apparent if the samples had been taken later in the growing season. The reason they were clipped at the very start of the growing season was to ensure as much as possible that shoots identified as “browsed” had been browsed before the spring flush, so that any differences in leaf chemistry could be attributed to a post-browsing growth response. Later in the growing season there is a mixture of old and recent browsing on shoots and the connection between browsing and plant response is difficult to disentangle.

What the Chobe study’s results do demonstrate is that browse quality, as indicated by the N:T ratio (*sensu* (Cooper, Owen-Smith et al., 1988)), was either elevated or unchanged on previously-browsed shoots on recently-flushed thorn trees. By adding this result to those of studies that demonstrated an increase in leaf biomass and leaf:stem ratio on previously clipped shoots (Bergström, Skarpe et al., 2000, Skarpe, Bergström et al., 2000, Gadd, Young et al., 2001), the collective evidence is strongly supportive of a browsing “feed-back loop” (du Toit, Bryant et al., 1990). While this may be considered analogous in many ways to the “grazing lawn” phenomenon (McNaughton, 1979, McNaughton, 1984), the fact that the Chobe riverfront woodland is degrading (Mosugelo, Moe et al., in press) raises the concern about how sustainable woody plant regrowth is under a continual regime of rebrowsing.

In considering woody plant tolerance to intensive browsing it is important to consider physical and architectural features of regrowth, in addition to the chemical features that were dwelt on here. Although leaf quality (measured in terms of chemistry) may be enhanced in a browsing feed-back loop, the regrowth occurs mainly by virtue of side-shooting being stimulated by the loss of apical dominance. This side-shooting results in “hedging” and increases the effect of spinescence, especially in species like *Dichrostachys cinerea*, which have spinescent side-shoots. If intensive rebrowsing results in a dense, hedged canopy, the

amount of browse removed will decrease due to the inaccessibility of the regrowth, even though it may be of comparatively high nutritional quality. Plants that are particularly well adapted for this hedging response include *Acacia tortilis* and *Dichrostachys cinerea*, which actually flourish in areas of high browser density, while *A. nigrescens* tends to decline in the face of severe browsing (Sweet, R. J. & Mphinyane, W., 1986, du Toit, Bryant et al., 1990).

What this study serves to demonstrate is that browsing is a process to which thorn trees in African savannas appear to respond in similar ways, that is by producing regrowth in which leaf quality is elevated to some degree. The chemical characteristics of the regrowth (which determine its palatability to browsers) must, however, be viewed in the context of its physical characteristics (which determine its accessibility). The trade-off between palatability and accessibility of forage determines intake rate for browsers, and will ultimately govern the tendency for particular thorn tree species to be “increasers” of “decreasers” in heavily browsed areas such as the Chobe riverfront.

Acacia nilotica

Variable	N	Mean	Std Error	T	Prob> T	
Nitrogen (g/g)	5	0.0061104	0.0018761	3.2570118	0.0312	***
Total tannins (g/g)	5	0.0251633	0.0099850	2.5201048	0.0653	*

Acacia nigrescens

Variable	N	Mean	Std Error	T	Prob> T	
Nitrogen (g/g)	5	0.0145861	0.0060965	2.3925491	0.0750	*
Total tannins (g/g)	5	0.0046336	0.0100513	0.4609990	0.6688	NS

Dichrostachys cinerea

Variable	N	Mean	Std Error	T	Prob> T	
Nitrogen (g/g)	5	0.0046609	0.0024097	1.9341954	0.1252	NS
Total tannins (g/g)	5	0.0066546	0.0142395	0.4673342	0.6646	NS

Figure 1 : Statistical results of the difference between shoots from browsed and from un-browsed branches, for each tree specie.

Conclusions résumées

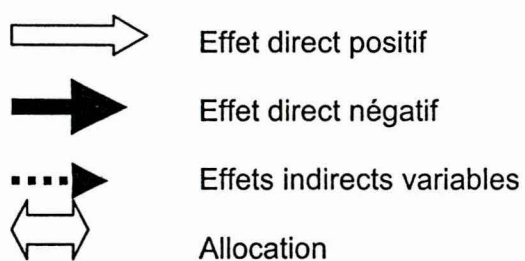
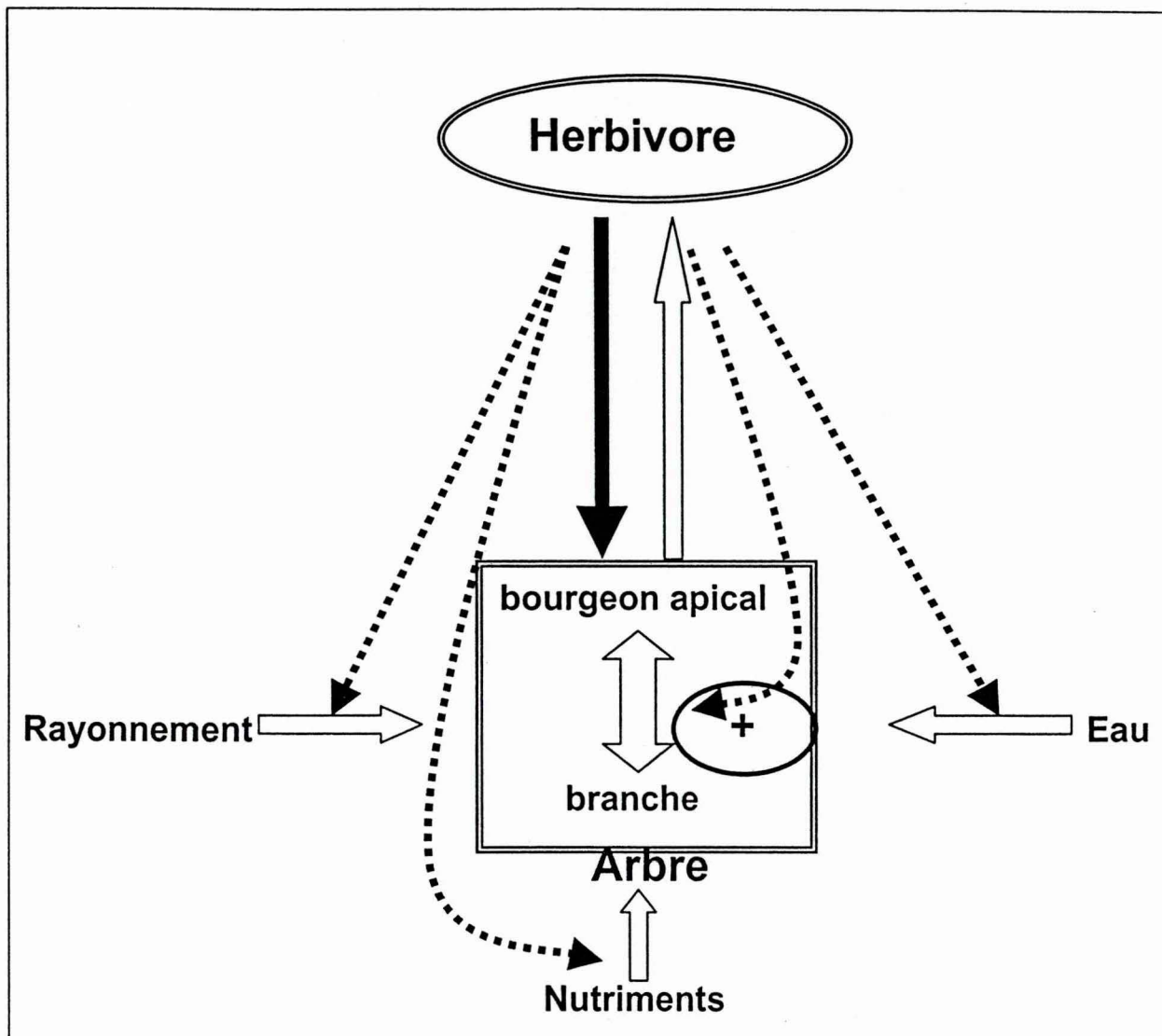
L'analyse de la qualité des jeunes pousses (concentration en azote et en tannins) et de sa variation selon l'intensité de broutage permet d'identifier un maintien ou une augmentation de l'appétence de la canopée pour l'herbivore.

- Dans le cas d'*Acacia nilotica*, la qualité des pousses augmente lors de broutage (Schéma 7).
- Dans les cas d'*Acacia nigrescens* et de *Dichrostachys cinerea*, la qualité des pousses est maintenue malgré le broutage.

Ces modifications peuvent encourager les herbivores à un re-broutage qui pourrait alors être responsable du déclin des populations d'arbustes (Pellew, 1983). Or l'intérêt des herbivores pour des arbres déjà broutés est un élément important pour la dynamique de la végétation de l'écosystème (Bergström, 1992). Un tel résultat est à prendre en compte pour comprendre la régénération de la strate arbusitive.

Cependant, dans le cas particulier de ces arbustes épineux l'augmentation ou le maintien de leur attractivité nutritionnelle pour les herbivores pourrait être contrebalancés par une limitation de la pression d'herbivorie par la plante, en investissant dans des défenses physiques. Les arbres ayant une dynamique de vie plus lente, pourraient prévenir un prélèvement trop important en réduisant la pénétrabilité de leur canopée plutôt qu'en modifiant la qualité chimique des repousses (Gowda, 1997). Ainsi limiteraient ils la prédation.

Schéma 7 : Interactions herbivore-couvert arbustif





**Résultats
Perspectives**

7* RESULTATS et PERSPECTIVES

7*1 Implications de l'herbivorie pour la végétation

7*1-1 Résultats de cette étude

Les relations entre la plante et les trois éléments fondamentaux que sont la lumière, l'eau et l'azote, ainsi que leurs modifications par l'herbivorie qui ont pu être mises en évidence dans ce travail, permettent de suggérer l'existence de modifications physiologiques dans la réponse de la plante :

- Modification de l'allocation épigée-hypogée (modèle).
- Modification du fonctionnement racinaire : augmentation de la perméabilité racinaire et/ou exsudation accrue (expérience).
- Augmentation du taux de photosynthèse attendue par modification de l'architecture (réduction de la nécromasse) et rajeunissement de la portion épigée des herbacées ou des bourgeons la canopée.
- Non investissement des arbres, végétaux à vitesse de croissance plus lente et durée de vie plus longue que les herbacées, dans des défenses chimiques face aux herbivores.

7*1-2 Etudes complémentaires

Du point de vue de l'étude des processus fonctionnels mis en œuvre dans la réponse de la végétation à l'herbivorie, le travail sur le couvert herbacé et la canopée pourrait être complété par :

- Une estimation du PAR reçu par la végétation après coupe par calcul de la surface foliaire afin de confirmer une capacité photosynthétique potentiellement supérieure lors de la coupe.

- Une étude de l'activité microbienne du sol, à partir d'échantillons prélevés pour chacun des traitements pour tester l'hypothèse d'une modification de l'exsudation racinaire et donc de l'activité minéralisatrice des microorganismes du sol.
- Une expérience de fertilisation (différentes concentrations et modes d'application) afin de préciser les modalités de limitation en azote de cette savane.
- Une quantification de la mise en place de défenses physiques en fonction de la pression d'herbivorie.

7*1-3 Conclusions

L'éventualité d'un maintien de la production primaire et d'une amélioration de la qualité de la pâture lors d'herbivorie modérée dans une savane limitée en nutriments suggère une possible optimisation par l'herbivorie, sur une saison de croissance au moins. Mais ces conclusions mettent avant tout l'accent sur l'importance de certains paramètres :

- Importance de l'azote et en particulier de sa distribution spatiale : la limitation en nutriments est au moins aussi importante à prendre en compte que la localisation de l'azote dans le sol étant donné les modifications de fonctionnement racinaire induits par l'herbivorie.
- Importance de la fréquence de la coupe : le temps imposé entre chaque prélèvement pour permettre une croissance minimale de la plante et assurer sa production primaire est un paramètre fondamental du comportement de l'herbivore.
- Importance du pas de temps considéré : ces études ne considèrent qu'une saison de croissance et ne prennent pas en compte ni l'épuisement potentiel des ressources, ni une limitation des modifications physiologiques de la plante ou une perturbation de sa force compétitrice et/ou reproductrice, liée par exemple au retard de reproduction par rajeunissement de la plante.

7*2 Implications de la réponse de la végétation pour l'herbivore

7*2-1 Résultats de cette étude

La réponse de la végétation, herbacée comme arbustive, considérée du point de vue de l'herbivore, révèle :

- Maintien de la production primaire et amélioration de la qualité nutritive du couvert herbacé lors d'une herbivorie modérée.
- Maintien de la quantité et la qualité nutritive des pousses de la canopée des épineux, pour *Dichrostachys cinerea*, *Acacia nigrescens* ou amélioration pour *Acacia nilotica* lors de pression d'herbivorie forte à l'échelle de la branche ou de l'arbre.

7*2-2 Conclusions

Le maintien ou l'augmentation de l'attractivité du couvert devrait encourager l'herbivore à rester ou à revenir sur un couvert auparavant pâturé ou brouté.

- L'importance de la fréquence de passage de l'herbivore est soulignée par chacune des études.
- La répartition spatiale de l'herbivorie, tant pour le prélèvement (partie apicale de la branche) que pour la ré-introduction des nutriments (répartition en touffes des herbacées) est un paramètre important à considérer.

7*3 Implications de l'herbivorie pour l'écosystème

7*3-1 Résultats de cette étude

L'impact de l'herbivorie sur la plante et ses conséquences potentielles sur le comportement de l'animal, suggèrent des modifications du fonctionnement de l'écosystème considéré :

- La réaction de la plante pouvant encourager l'herbivore à séjourner sur le site et donc à restituer à l'écosystème une partie des nutriments absorbés, ainsi que les modifications de prélèvement de l'azote par le couvert herbacé, soulignent l'importance du cycle de l'azote dans la relation herbivore-plante.
- Les modifications du fonctionnement de la plante, et en particulier son rajeunissement peuvent perturber ses interactions avec les autres espèces végétales de l'écosystème considéré.

7*3-2 Etudes complémentaires

Sous la pression d'herbivorie, la dynamique de l'ensemble du couvert végétal peut être modifiée.

- Un tel impact pourrait être testé expérimentalement sur le couvert herbacé pendant plusieurs années.
- Les données historiques (relevés de végétation ou images aériennes ou satellites) permettraient également de déterminer l'évolution du couvert arbustif sous une pression d'herbivorie connue.

7*3-3 Conclusions

Un prélèvement accru de nutriments du sol, en particulier de l'azote, en réponse à l'herbivorie, pose la question de la durabilité d'un pâturage dans une savane pauvre.

Le rajeunissement de la végétation dû à l'herbivore peut perturber sa dynamique de reproduction (retard dans la production de graines par exemple).

Une pression d'herbivorie importante sur une espèce peut modifier la compétition entre espèces végétales et perturber la composition floristique de l'écosystème, que ce soit des annuelles vs pérennes ou un couvert herbacé vs couvert ligneux.

La réflexion générale à l'origine de cette étude et l'ensemble des résultats présentés ici, ne remettent pas en question un effet potentiellement positif de l'herbivore sur la production primaire de la végétation qu'il consomme et donc une amélioration de sa ressource (HOH). En revanche, ils illustrent la sensibilité d'un tel résultat à la nature des ressources et aux processus physiologiques fondamentaux de la plante. Par ailleurs, ils décrivent les réponses de la plante comme des réactions individuelles et posent la question de la généralisation de ce bilan à l'ensemble du couvert végétal (compliquée par le retard attendu dans la reproduction des espèces consommées), ainsi que de sa durabilité. Ces deux éléments sont fondamentaux comme préambule à tout essai de généralisation de l'HOH à l'ensemble du couvert et d'appréhension de ses conséquences sur le comportement des herbivores et la dynamique de l'écosystème considéré.

7*4 Devenir de l'écosystème sous pression d'herbivorie

La productivité primaire de l'écosystème est déterminée avant tout par les précipitations, la minéralisation et les grands herbivores. L'étude des flux de nutriments dans la savane du Serengeti illustre le rôle majeur que peuvent y jouer les herbivores, que ce soit par le prélèvement de végétation ou par leur participation au recyclage des nutriments. Par ailleurs, les caractéristiques de l'écosystème influent sur le comportement des animaux, en particulier par la quantité et la qualité des ressources disponibles. En prélevant la part de végétation la plus accessible et/ou la plus riche en nutriments, les herbivores modifient en retour de façon substantielle la végétation et leur environnement (McNaughton, Ruess et al., 1988). La relation herbivore-plante est donc un processus dynamique en perpétuelle évolution : l'herbivore consomme, la plante réagit et l'herbivore s'adapte (Bergström, 1992, Detling, J. K., 1998, Drent et Van der Wal, 1999).

La perturbation de la dynamique de l'écosystème à travers la modification de la production primaire du couvert végétal s'accompagne également de modifications spatiales. L'herbivorie peut ainsi influencer les processus de succession de végétation et provoquer des transitions entre les différents états de l'écosystème (pérennes vs annuelles, couverture herbacée vs couverture ligneuse) (Buechner et Dawkins, 1961, Hobbs, 1996).

Si l'on admet l'hypothèse d'optimisation de la production et de la qualité de la végétation du point de vue de l'herbivore, dans le cas d'herbivorie modérée pour le couvert herbacé ou de pression forte dans le cas du couvert arbusitif, l'avantage qu'aurait l'animal à rester ou revenir sur le couvert est primordial pour la dynamique de l'écosystème.

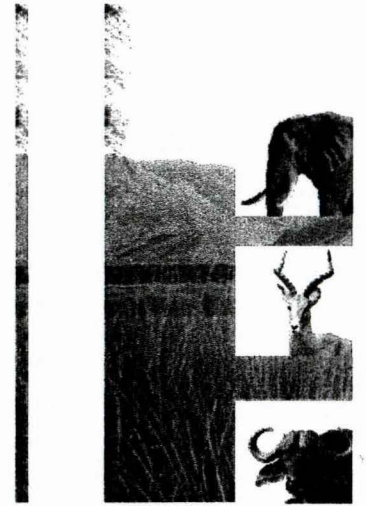
Or, si la littérature s'intéresse de manière prépondérante à l'étude du caractère positif de l'impact de l'herbivorie sur la production primaire du couvert végétal (cas d'une herbivorie modérée pour les herbacées et d'une herbivorie importante pour les ligneux), une revue des études menées sur ce sujet ne fournit qu'un nombre restreint de données en faveur de l'HOH (Milchunas et Lauenroth, 1993).

La controverse de l'optimisation met en lumière la confusion qui existe entre les modifications à l'échelle de l'organisme, des communautés et des écosystèmes (Noy-meir, I., 1993). Si l'herbivore par son prélèvement de végétation et l'apport de nutriments facilement accessible, peut stimuler la croissance de la plante, il faut cependant se garder de confondre les effets sur l'individu-plante et ses conséquences sur la dynamique de la communauté et de l'écosystème (Belsky, A. J., 1987).

Des études à long terme de l'herbivorie et de son impact sur l'ensemble du couvert ont ainsi mis en évidence des modifications de communautés végétales (Bullock, J. M. *et al.*, 2001) ou l'adaptation particulière des écosystèmes à l'herbivorie sur le long terme (Sternberg, M. *et al.*, 2000). Ainsi les modifications de la végétation en réponse à l'herbivorie peuvent perturber la dynamique de population des herbivores et, en retour, provoquer des changements irréversibles de la végétation (Rusch et Oesterheld, 1997, Van de Koppel et Rietkerk, 2000).

Les tentatives d'application de la théorie d'optimisation par l'herbivorie à la gestion des pâturages anthropisés remettent en question la généralisation de cette théorie. Elles soulignent en particulier l'étroite dépendance des conclusions de ces études aux caractéristiques propres de l'écosystème étudié (Belsky, 1987). En particulier il est à noter que la compensation de la production primaire de la végétation est généralement le fait de communautés végétales très productives et très pâturées et que ces résultats n'ont pu être

corroborés par les études menées en milieux semi-arides (Bartolome, J. W., 1993). Les exemples d'application de l'HOH à la gestion des ranchs aux Etats Unis ont eu des conséquences néfastes car l'HOH a souvent servi de prétexte pour justifier un surpâturage (Painter, E. L. & Belsky, A. J., 1993). Mais on peut aussi considérer que cet échec est le résultat de l'incapacité des hommes à gérer les pâturages, contrairement aux herbivores dont le comportement fruit d'une longue évolution naturelle peut conduire à la maximisation de la production primaire du couvert (McNaughton, S. J., 1993).



Bibliographie

* Bibliographie

- Abbadie, L. (1983). "Contribution à l'étude de la production primaire et du cycle de l'azote dans les savanes de Lamto (Côte d'Ivoire)." Travaux des chercheurs de la station de Lamto **1**: 1-135.
- Abbadie, L. (1984). "Evolution saisonnière du stock d'azote dans la strate herbacée d'une savane soumise au feu en Côte d'Ivoire." Acta Oecologica **5 (19)(4)**: 321-334.
- Abbadie, L. (1990). Aspects fonctionnels du cycle de l'azote dans la strate herbacée de la savanne de Lamto. Paris, Université Paris VI: 1-158.
- Abbadie, L. (1991). Nitrogen allocation in savanna grasses with special emphasis on roots. Ecology and its practical application, 3, Klagenfurt, Univ. Bodenkultur.
- Abbadie, L. & Lensi, R. (1990). "Carbon and nitrogen mineralization and denitrification in a humid savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire)." Acta Oecologica **11(5)**: 717-728.
- Abbadie, L., Mariotti, A. & Menaut, J. (1992). "Independence of savanna grasses from soil organic matter for their nitrogen supply." Ecology **73 (2)**: 608-613.
- Alward, R. D. & Joern, A. (1993). "Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory." Oecologia **95**: 358-364.
- Archer, S. & Detling, J. K. (1986). "Evaluation of potential herbivore mediation of plant water status in a North American mixed-grass prairie." Oikos **47**: 287-291.
- Baldwin, I. T. (1990). "Herbivory simulations in Ecological research." Trends in Ecology and Evolution **5**: 91-93.
- Bartolome, J. W. (1993). "Application of herbivore optimization theory to rangelands of the Western United States." Ecological applications **3 (1)**: 27-29.
- Beaulieu, J., Gauthier, G. & Rochefort, L. (1996). "The growth response of graminoid plants to goose grazing in a High Arctic environment." Journal of Ecology **84**: 905-914.

- Belovsky, G. E. & Schmitz, O. J. (1994). "Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores." *Journal of Mammology* **75** (4): 816-832.
- Belsky, A. J. (1986). "Does herbivory benefit plants ? A review of the evidence." *The American Naturalist* **127**: 870-892.
- Belsky, A. J. (1987). "The effects of grazing : confounding of ecosystem, community, and organism scales." *The American Naturalist* **129**: 777-783.
- Belsky, A. J. (1992). "Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities." *Journal of Vegetation Science* **3**: 187-200.
- Belsky, A. J., Carson, W. P., Jensen, C. L. & Fox, G. A. (1993). "Overcompensation by plants : herbivore optimization or red herring?" *Evolutionary Ecology* **7**: 109-121.
- Bergelson, J., Juenger, T. & Crawley, M. J. (1996). "Regrowth following herbivory in *Ipomopsis aggregata* : compensation but not overcompensation." *The American Naturalist* **148** (4): 744-755.
- Bergman, C. M., Fryxell, J. M., Gates, C. C. & Fortin, D. (2001). "Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing?" *Journal of Animal Ecology* **70**: 289-300.
- Bergström, R. (1992). "Browse characteristics and impact of browsing on trees and shrubs in African savannas." *Journal of Vegetation Science* **3**: 315-324.
- Bergström, R., Skarpe, C. & Danell, K. (2000). "Plant responses and herbivory following simulated browsing and stem cutting of *Combretum apiculatum*." *Journal of Vegetation Science* **11**: 409-414.
- Biondini, M. E., Patton, B. D. & Nyren, P. E. (1998). "Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA." *Ecological Applications* **8** (2): 469-479.
- Boudet, G. (1984). *Manuel sur les pâturages tropicaux et les cultures fourragères*.
- Brooks, R. & Owen-Smith, N. (1994). "Plant defences against mammalian herbivores: are juvenile *Acacia* more heavily defended than mature trees?" *Bothalia* **24**(2): 211-215.
- Brouwer, R. (1983). "Functional equilibrium: sense or nonsense?" *Netherlands Journal of Agricultural Science* **31**: 335-348.

- Brown, B. J. & Allen, T. F. H. (1989). "The importance of scale in evaluating herbivory impacts." *OIKOS* **54**: 189-194.
- Bryant, J. P., Chapin, F. S. & Klein, D. R. (1983). "Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory." *Oikos* **40**: 357-368.
- Bryant, J. P., Provenza, F. D., Pastor, J., Reichardt, P. B., Clausen, T. P. & du Toit, J. T. (1991). "Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites." *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 431-446.
- Bryant, J. P., Reichard, P. B. & Clausen, T. P. (1992). "Chemically mediated interactions between woody plant and browsing mammals." *Journal of Range Management* **45**: 18-24.
- Buechner, H. K. & Dawkins, H. C. (1961). "Vegetation change induced by elephants and fire in Murchison Falls National Park, Uganda." *Ecology* **42** (4): 752-767.
- Bullock, J. M., Franklin, J., Stevenson, M. J., Silverstown, J., Coulson, S. J., Gregory, S. J. & Tofts, R. (2001). "A plant trait analysis of response to grazing in a long term experiment." *Journal of Applied Ecology* **38**: 253-267.
- Bullock, J. M., Silverstown, J. & Hill, B. C. (1996). "Plant demographic responses to environmental variation : distinguishing between effects on age-structure and effects on age-specific vital rates." *Journal of Ecology* **84**: 733-743.
- Caldwell, M. M., Richards, J. H., Johnson, D. A., Nowak, R. S. & Dzurec, R. S. (1981). "Coping with herbivory : Photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses." *Oecologia* **50**: 14-24.
- Cargill, S. M. & Jefferies, R. L. (1984). "The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of sub-arctic salt marsh." *Journal of applied ecology* **21**: 669-686.
- Ceulemans, R. J. & Saugier, B. (1991). *Photosynthesis. Physiology of trees*. A. S. Raghavendra, John Wiley & Sons: 21-50.
- Chapin III, F. S. & McNaughton, S. J. (1989). "Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti Plains." *Oecologia* **79**: 551-557.

- Ciret, C., Polcher, J. & Le Roux, X. (1999). "An approach to simulate the phenology of savanna ecosystems in the LMD general circulation model." *Global Biogeochemistry Cycles* **13**: 603-622.
- Coates Palgrave, K. (1993). *Trees of Southern Africa*. Cape Town, Struik Publisher.
- Coley, P. D. (1986). "Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree." *Oecologia* **70**: 238-241.
- Coley, P. D., Bryant, J. P. & Stuart Chapin, F. (1985). "Resource availability and plant antiherbivore defense." *Science* **230 (4728)**: 895-899.
- Collin, P., Epron, D., Alaoui-Sossé, B. & Badot, P. M. (2000). "Growth response of common Ash seedlings (*Fraxinus excelsior* L.) to total and partial defoliation." *Annals of Botany* **85**: 317-323.
- Cooper, S. M. & Owen-Smith, N. (1985). "Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a South African savanna." *Oecologia* **67**: 142-146.
- Cooper, S. M. & Owen-Smith, N. (1986). "Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores." *Oecologia* **68**: 446-455.
- Cooper, S. M., Owen-Smith, N. & Bryant, J. P. (1988). "Foliage acceptability to browsing ruminants in relation to seasonal changes in the leaf chemistry of woody plants in South African savanna." *Oecologia* **75**: 336-342.
- Coughenour, M. B. (1984). "A mechanistic simulation analysis of water use, leaf angles, and grazing in East African graminoids." *Ecological Modelling* **26**: 203-230.
- Coughenour, M. B., Mc Naughton, S. J. & Wallace, L. L. (1985). "Responses of an African tall-grass (*Hyparrhenia filipendula* stapf.) to defoliation and limitations of water and nitrogen." *Oecologia* **68**: 80-86.
- Coughenour, M. B., McNaughton, S. J. & Wallace, L. L. (1984a). "Modelling primary production of perennial graminoids - uniting physiological processes and morphometric traits." *Ecological Modelling* **23**: 101-134.
- Coughenour, M. B., McNaughton, S. J. & Wallace, L. L. (1984b). "Simulation study of East-African perennial graminoid responses to defoliation." *Ecological Modelling* **26**: 177-201.

- Cox, C. S. & Mc Evoy, P. B. (1983). "Effect of summer moisture stress on the capacity of tansy ragwort (*Senecio jacobaea*) to compensate for defoliation by cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*)." *Journal of Applied Ecology* **20**: 225-234.
- Crawley, M. J. (1983). *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. Berkeley and Los Angeles.
- Cruz, P. (1995). Use of the RUE concept for analysing growth of pure and mixed tropical forage crops. *Ecophysiology of tropical intercropping*. P. C. H. Sinoquet. Paris: 319-330.
- Cumming, D. H. M. (1982). The influence of large herbivores on savanna structure in Africa. *Ecology of tropical savannas*. B. J. Huntley et B. H. Walker. Berlin, Springer-Verlag. *Ecological Studies* **42**: 217-245.
- Danell, K., Bergström, R. & Edenus, L. (1994). "Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass and nutrients of woody plants." *Journal of Mammalogy* **75(4)**: 833-844.
- Danell, K. & Huss-Danell, K. (1985). "Feeding by insects and hares on birches earlier affected by moose browsing." *Oikos* **44**: 75-81.
- Danell, K., Huss-Danell, K. & Bergström, R. (1985). "Interactions between browsing moose and two species of birch in sweden." *Ecology* **66 (6)**: 1867-1878.
- Davidson, R. L. (1969). "Effects of soil nutrients and moisture on root/shoot ratios in *Lolium perenne* L. and *Trifolium repens* L." *Annal Botanical* **33**: 571-577.
- de Mazancourt, C. (1995). Modélisation de l'influence potentielle des grands herbivores sur le cycle de l'azote dans un écosystème de savane. Paris, Université Paris VI: 1-35.
- de Mazancourt, C., Loreau, M. & Abbadie, L. (1998). "Grazing optimization and nutrient cycling : When do herbivores enhance plant production ?" *Ecology* **79 (7)**: 2242-2252.
- de Mazancourt, C., Loreau, M. & Abbadie, L. (1999). "Grazing optimization and nutrient cycling : Potential impact of large herbivores in a savanna ecosystem." *Ecological Applications* **9(3)**: 784-797.
- Demment, M. W., Distel, R. A., Griggs, T. C., Laca, E. A. & Do, G. P. (1993). Selective behaviour of cattle grazing ryegrass swards with horizontal heterogeneity in patch height and bulk density. XVII International grassland congress.

- Detling, J. K. (1998). "Mammalian herbivores: ecosystem-level effects in two grassland national parks." *Wildlife Society Bulletin* **26** (3): 438-448.
- Detling, J. K., Dyer, M. I. & Winn, D. T. (1979). "Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing." *Oecologia* **41**: 127-134.
- Doescher, P. S., Svejcar, T. J. & Jaindl, R. G. (1997). "Gas exchange of Idaho fescue in response to defoliation and grazing history." *Journal of Range Management* **53**: 285-289.
- Drent, R. H. & Van der Wal, R. (1999). Cyclic grazing in vertebrates and the manipulation of the food resource. *Herbivores: between plants and predators*. B. V. D. R. Olff H. London, Blackwell Science: 271-300.
- du Toit, J. & Owen Smith, N. (1989). "Body size, population metabolism, and habitat specialization among large African herbivores." *The American Naturalist* **133** (5): 736-740.
- du Toit, J. T. (1990). "Feeding-height stratification among African browsing ruminants." *African Journal Ecology* **28**: 55-61.
- du Toit, J. T., Bryant, J. P. & Frisby, K. (1990). "Regrowth and palatability of *Acacia* shoots following pruning by African savanna browsers." *Ecology* **71** (1): 149-154.
- Dublin, H. T., Sinclair, A. R. E. & McGlade, J. (1990). "Elephants and fire as causes of multiple stable states in the Serengeti-Mara woodlands." *Journal of Animal Ecology* **59**: 1147-1164.
- Dunham, K. M. (1980). "The diet of Impala (*Aepyceros melampus*) in the Sengwa Wildlife Research Area, Rhodesia." *Journal of Zoology* **192**: 41-57.
- Dunham, K. M. (1982). "The foraging behaviour of impala *Aepyceros melampus*." *South African Journal of Wildlife Resources* **12** (1): 36-40.
- Dyer, M. I., DeAngelis, D. L. & Post, W. M. (1986). "A model of herbivore feedback on plant productivity." *Mathematical Biosciences* **79**: 171-184.
- Edward, G. R., Bourdôt, G. W. & Crawley, M. J. (2000). "Influence of herbivory, competition and soil fertility on the abundance of *Cirsium arvense* in acid grassland." *Journal of Applied Ecology* **37**: 321-334.

- Elgar, M. A. & Harvey, P. H. (1987). "Basal metabolic rates in mammals: allometry, phylogeny and ecology." *Functional Ecology* **1**: 25-36.
- Field, C. & Mooney, H. A. (1983). "Leaf age and seasonal effects on light, water and nitrogen use efficiency in a californai shrub." *Oecologia* **56**: 348-355.
- Flores, E. R., Laca, E. A., Griggs, T. C. & Demment, M. W. (1993). "Sward height and vertical morphological differentiation determine cattle bite dimensions." *Agronomy Journal* **85** (3): 527-532.
- Ford, M. A. & Grace, J. B. (1998). "Effects of vertebrate herbivores on soil processes, plant biomass, litter accumulation and soil elevation changes in a coastal marsh." *Journal of Ecology* **86**: 974-982.
- Frank, D. A. & Groffman, P. M. (1998). "Ungulate vs landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park." *Ecology* **79** (7): 2229-2241.
- Frank, D. A. & McNaughton, S. J. (1993). "Evidence for the promotion of aboveground grassland production by native large herbivores in Yellowstone National Park." *Oecologia* **96**: 157-161.
- Fritz, H. (1997). "Low ungulate biomass in West African savannas : primary production or missing mega herbivores or large predator species?" *Ecography* **20** (4): 417-421.
- Fritz, H. & de Garine-Wichatitsky, M. (1996). "Foraging in a social antelope : effects of group size on foraging choices and resource perception in impala (*Aepyceros melampus*)." *Journal of Animal Ecology* **65**: 736-742.
- Fritz, H., De Garine-Wichatitsky, M. & Letessier, G. (1996). "Habitat use by sympatric wild and domestic herbivores in an African savanna woodland : the influence of cattle spatial behaviour." *Journal of Applied Ecology* **33**: 589-598.
- Gadd, M. E., Young, T. P. & Palmer, T. M. (2001). "Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and plant defense in *Acacia drepanolobium*." *Oikos* **92**: 515-521.
- Georgiadis, N. J., Ruess, R. W., Mc Naughton, S. J. & Western, D. (1989). "Ecological conditions that determine when grazing stimulates grass production." *Oecologia* **81**: 316-322.

- Gignoux, J., House, J., Hall, D., Masse, D., Nacro, H. B. & Abbadie, L. (2001). "Design and test of a generic cohort model of soil organic matter decomposition: the SOMKO model." *Global Ecology and Biogeography* **submitted**.
- Gordon, I. J. & Illius, A. W. (1988). "Incisor arcade structure and diet selection in ruminants." *Functional Ecology* **2**: 15-22.
- Gowda, J. H. (1997). "Physical and chemical response of juvenil *Acacia tortilis* trees to browsing. Experimental evidence." *Functional Ecology* **11**: 106-111.
- Grant, S. A., Torvell, L., Common, T. G., Sim, E. M. & Small, J. L. (1996). "Controlled grazing studies on *Molinia* grassland : effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle." *Journal of Applied Ecology* **33**: 1267-1280.
- Green, R. A. & Detling, J. K. (2000). "Defoliation-induced enhancement of total aboveground nitrogen yield of grasses." *Oikos* **91**: 280-284.
- Greenwood, D. J., Lemaire, G., Gosse, G., Cruz, P., Draycott, A. & Neeteson, J. J. (1990). "Decline in percentage N of C3 and C4 crops with increasing plant mass." *Annals of Botany* **66**: 425-436.
- Hamilton, E. W., Giovanni, M. S., Moses, S. A., Coleman, J. S. & McNaughton, S. J. (1998). "Biomass and mineral element responses of a Serengeti short-grass species to nitrogen supply and defoliation : compensation requires a critical (N)." *Oecologia* **116**: 407-418.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. London, Academic press.
- Hassal, M., Riddington, R. & Helden, A. (2001). "Foraging behaviour of brent geese, *Branta b. bernicla*, on grasslands: effects of sward length and nitrogen content." *Oecologia* **127**: 97-104.
- Harms, D. A. & Mattson, W. J. (1992). "The dilemma of plants: to grow or defend." *Quarterly Review of Biology* **67(3)**: 283-335.
- Hik, D. S. & Jefferies, R. L. (1990). "Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass : a test of predictions of the herbivore-optimization model." *Journal of Ecology* **18**: 180-195.

- Hilbert, D. W., Swift, D. M., Detling, J. K. & Dyer, M. I. (1981). "Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis." *Oecologia* **51**: 14-18.
- Hirakawa, H. (1997). "Digestion-constrained optimal foraging in generalist mammalian herbivores." *Oikos* **78**: 37-47.
- Hjälten, J., Danell, K. & Ericson, L. (1993). "Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches." *Ecology* **74**(4): 1136-1142.
- Hobbs, N. T. (1996). "Modification of ecosystems by ungulates." *The Journal of Wildlife Management* **60** (4): 695-713.
- Holland, E. A. & Detling, J. K. (1990). "Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling." *Ecology* **71** (3): 1040-1049.
- Holland, E. A., Parton, W. J., Detling, J. K. & Coppock, D. L. (1992). "Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow." *The American Naturalist* **140** (4): 685-706.
- Honkanen, T., Haukioja, E. & Kitunen, V. (1999). "Responses of *Pinus sylvestris* branches to simulated herbivory are modified by tree sink/source dynamics and by external resources." *Functional ecology* **13**: 126-140.
- Honkanen, T., Haukioja, E. & Suomela, J. (1994). "Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scot pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant-herbivore studies." *Functional Ecology* **8**: 631-639.
- Howe, H. F. & Westley, L. C. (1990). *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford, Oxford University Press.
- Hunt, L. P. (2001). "Heterogeneous grazing causes local extinction of edible perennial shrubs: a matrix analysis." *Journal of Applied Ecology* **38**: 238-252.
- Hutchings, M. R., Kyriazakis, I. & Gordon, I. J. (1999). "Trade-offs between nutrient intake and faecal avoidance in herbivore foraging decisions: the effect of animal parasitic status, level of feeding motivation and sward nitrogen content." *Journal of Animal Ecology* **68**: 310-323.

- Illius, A. W. (1989). "Allometry of food intake and grazing behaviour with body size in cattle." *Journal of Agricultural Science* **113**: 259-266.
- Illius, A. W. & Fitzgibbon, C. (1994). "Costs of vigilance in foraging ungulates." *Animal Behaviour* **47**: 481-484.
- Illius, A. W. & Gordon, I. J. (1987). "The allometry of food intake in grazing ruminants." *Journal of Animal Ecology* **56**: 989-999.
- Jameson, D. A. (1963). "Response of individual plants to harvesting." *Botanical Review* **29**: 532-594.
- Jaramillo, V. J. & Detling, J. K. (1988). "Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation." *Ecology* **69**(5): 1599-1608.
- Joffre, R. & Rambal, S. (1993). "How tree cover influences the water balance of mediterranean rangelands." *Ecology* **74** (2): 570-582.
- Karban, R., Agrawal, A. A., Thaler, J. S. & Adler, L. S. (1999). "Induced plant responses and information content about risk of herbivory." *TREE* **14**: 443-447.
- Ketelaars, J. J. M. H. & Tolkamp, B. J. (1992). "Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants 1. Causes of differences in voluntary feed intake : critic of current views." *Livestock Production Science* **30**: 269-296.
- Landsberg, J. J. & Waring, R. H. (1997). "A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning." *Forest Ecology and Management* **95**: 209-228.
- Lata, J. C., Guillaume, K., Degrange, V., Abbadie, L. & Lensi, R. (2000). "Relationship between root density of the African grass *Hypparrhenia diplandra* and nitrification at the decimetric scale: an inhibition-stimulation balance hypothesis." *Proceeding of the Royal Society B* **267**: 1-6.
- Le Roux, X. (1995). Studying and modelling the water and energy exchanges in the soil-plant-atmosphere continuum in a humid savanna (in French). Paris, Université Paris VI: 203.
- Le Roux, X. & Bariac, T. (1998). "Seasonal variations in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna." *Oecologia* **113**: 456-466.

- Le Roux, X., Gauthier, H., Bégué, A. & Sinoquet, H. (1997). "Radiation absorption and use by humid savanna grassland : assessment using remote sensing and modelling." *Agricultural and Forest Meteorology*.
- Le Roux, X., Polcher, J., Dedieu, G., Menaut, J. C. & Monteny, B. A. (1994). "Radiation exchanges above West African moist savannas: seasonal patterns and comparison with a GCM simulation." *Journal of Geophysical Research* **99 (25)**: 857-868.
- Lehtilä, K., Haukioja, E., Kaitaniemi, P. & Laine, K. A. (2000). "Allocation of resources within mountain birch canopy after simulated winter browsing." *Oikos* **90(1)**: 160-170.
- Lensi, R., Domenach, A. M. & Abbabdie, L. (1992). "Field study of nitrification and denitrification in a wet savanna of West Africa (Lamto, Côte d'Ivoire)." *Plant and Soil* **147**: 107-113.
- Leriche, H., Le Roux, X., Gignoux, J., Tuzet, A., Fritz, H., Abbadie, L. & Loreau, M. (in press). "Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in West African humid grasslands? Assessment by modelling." *Oecologia* **129**:114-124.
- Littleboy, M. & McKeon, G. M. (1997). Evaluating the risks of pasture and land degradation in native pastures in Queensland. Indooroopilly, Australia, Climate impacts & Applications.
- Loreau, M. (1995). "Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems." *The American Naturalist* **145 (1)**: 22-42.
- Marschner, H. (1995). *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Cambridge, University Printing House.
- Maschinski, J. & Whitham, T. G. (1989). "The continuum of plant responses to herbivory : the influence of plant association, nutrient availability, and timing." *The American Naturalist* **134 (1)**: 1-19.
- Matches, A. G. (1992). "Plant response to grazing : A review." *Journal Production Agricultural* **5 (1)**: 1-7.
- Mattson, W. J. (1980). "Herbivory in relation to plant nitrogen content." *Annual Review of Ecology and Systematics* **11**: 119-161.

- McNaughton, S. J. (1979). "Grazing as an optimization process : grass-ungulate relationships in the Serengeti." *The American Naturalist* **113** (5): 691-703.
- McNaughton, S. J. (1983). "Compensatory plant growth as a response to herbivory." *Oikos* **40**: 329-336.
- McNaughton, S. J. (1983). Physiological and ecological implications of herbivory. *Physiological plant ecology. III. Responses to the chemical and biological environment*. O. L. Lange, P. S. Noble, C. B. Osmond et H. Ziegler. Berlin, Springer Verlag: 657-677.
- McNaughton, S. J. (1983). "Serengeti grassland ecology : the role of composite environmental factors and contingency in community organization." *Ecological Monographs* **53** (3): 291-320.
- McNaughton, S. J. (1984). "Grazing lawns: animals in herds, plant form, and coevolution." *The American Naturalist* **124** (6): 863-886.
- McNaughton, S. J. (1985). "Ecology of a grazing ecosystem : the Serengeti." *Ecological Monographs* **55** (3): 259-294.
- McNaughton, S. J. (1986). "On plants and herbivores." *The American Naturalist* **128** (5): 765-770.
- McNaughton, S. J. (1993). "Grasses and grazers, science and management." *Ecological Applications* **3** (1): 17-20.
- McNaughton, S. J., Ruess, R. W. & Seagle, S. W. (1988). "Large mammals and process dynamics in African ecosystems." *BioScience* **38** (11): 794-799.
- McNaughton, S. J. & Tarrants, J. L. (1983). "Grass leaf silicifications: natural selection for an inducible defense against herbivores." *Proceeding of the National Academy of Science US* **80**: 790-791.
- McNaughton, S. J., Wallace, L. L. & Coughenour, M. B. (1983). "Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C₄ sedge." *Ecology* **64** (2): 307-318.
- Menaut, J. C. & César, J. (1979). "Structure and primary productivity of Lamto savannas, Ivory Coast." *Ecology* **60** (6): 1197-1210.

- Mikola, J., Yeastes, G. W., Barker, G. M., Wardle, D. A. & Bonner, K. I. (2001). "Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community." *Oikos* **92**: 333-343.
- Milchunas, D. G. & Lauenroth, W. K. (1993). "Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments." *Ecological Monographs* **63** (4): 327-366.
- Milewski, A. V., Young, T. P. & Madden, D. (1991). "Thorns as induced defenses: experimental evidence." *Oecologia* **86**: 70-75.
- Molvar, E. M., Bowyer, R. T. & Van Ballenberghe, V. (1993). "Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community, foraging, behaviour, soil, micro-organism." *Oecologia* **94**: 472-479.
- Monro, R. H. (1980). "Observations on the feeding ecology of impala." *South African Journal of Zoology* **15** (2): 107-110.
- Monteith, J. L. (1972). "Solar radiation and productivity in tropical ecosystems." *Journal of Applied Ecology* **2**: 747-766.
- Moorby, J. & Wareing, P. F. (1963). "Ageing in woody plants." *Annals of Botany* **27** (106): 291-309.
- Mosugelo, D. K., Moe, S. R., Ringrose, S. & Nellemann, C. (in press). "Vegetation changes during a 36 years period in Northern Chobe National Park, Botswana." *African Journal of Ecology*.
- Nilsson, P., Tuomi, J. & Aström, M. (1996). "Even repeated grazing may select for overcompensation." *Ecology* **77** (6): 1942-1946.
- Noy-meir, I. (1993). "Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands." *Ecological Applications* **3** (1): 32-34.
- Oba, G. (1998). "Effects of excluding goat herbivory on *Acacia tortilis* woodland around pastoralists settlements in Northwest Kenya." *Acta oecologica* **19**(4): 395-404.
- Oba, G. & Post, E. (1999). "Browse production and offtake by free-ranging goats in an arid zone, Kenya." *Journal of Arid Environments* **43**: 183-195.

- O'Reagain, P. J., Goetsch, B. C. & Owen-Smith, R. N. (1996). "Effect of species composition and sward structure on the ingestive behaviour of cattle and sheep grazing South African sourveld." *Journal of Agricultural Science* **127**: 271-280.
- Oren, R., Phillips, N., Ewers, B. E., Pataki, D. E. & Megonigal, J. P. (1999). "Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in flooded *Taxodium distichum* forest." *Tree physiology* **19**: 337-347.
- Owen, D. F. & Wiegert, R. G. (1976). "Do consumers maximize plant fitness ?" *Oikos* **27**: 488-492.
- Owen-Smith, N. (1982). Factors influencing the consumption of plant products by large herbivores. *The ecology of tropical savannas*. B. J. H. B. H. Walker. Berlin, Springer-Verlag. **42**: 359-404.
- Owen-Smith, N. (1988). *Megaherbivores. The influence of very large body size on ecology*. Cambridge.
- Owen-Smith, N. & Cooper, S. M. (1987). "Assessing food preferences of ungulates by acceptability indices." *Journal of Wildlife Management* **51** (2): 372-378.
- Paez, A., Maria, E. & O., G. (1995). "Water stress and clipping management effects on guineagrass : II. Photosynthesis and water relations." *Agronomy Journal* **87**: 706-711.
- Paige, K. N. & Whitham, T. G. (1987). "Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten." *The American Naturalist* **129** (3): 407-416.
- Painter, E. L. & Belsky, A. J. (1993). "Application of herbivore optimization theory to rangelands of the Western United States." *Ecological Applications* **3** (1): 2-9.
- Palo, R. T., Gowda, J. & Högborg, P. (1993). "Species height and root symbiosis, two factors influencing antiherbivore defense of woody plants in East African savanna." *Oecologia* **93**: 322-326.
- Parsons, A. J., Thornley, J. H. M., Newman, J. & Penning, P. D. (1994). "A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in two-species temperate grassland sward." *Functional Ecology* **8**: 187-204.

- Parton, W. J., Stewart, J. W. B. & Cole, C. V. (1988). "Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model." *Biogeochemistry* **5**: 109-131.
- Pellew, R. A. (1983). "The giraffe and its food resource in the Serengeti. I. Composition, biomass and production of available browse." *African Journal of Ecology* **21**: 241-267.
- Perrier, A. (1975). "Etude physique de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles. III) Evapotranspiration réelle et potentielle des couverts végétaux." *Annales d'Agronomies* **26**: 229-243.
- Person, B. T., Babcock, C. A. & Ruess, R. W. (1998). "Forage variation in brood-rearing areas used by pacific black brant geese on the Yukon-Kuskokwim delta, Alaska." *Journal of Ecology* **86**: 243-259.
- Polley, H. W. & Detling, J. K. (1988). "Herbivory tolerance of *Agropyron smithii* populations with different grazing histories." *Oecologia* **77**: 261-267.
- Polley, H. W. & Detling, J. K. (1989). "Defoliation, nitrogen and competition: effects on plant growth and nitrogen nutrition." *Ecology* **70**(3): 721-727.
- Prins, H. H. T. & van der Jeugd, H. P. (1993). "Herbivore population crashes and woodland structure in East Africa." *Journal of Ecology* **81**: 305-314.
- Provenza, F. D. (1995). "Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants." *Journal of Range Management* **48**: 2-17.
- Provenza, F. D., Burritt, E. A., Clausen, T. P., Bryant, J. P., Reichardt, P. B. & Distel, R. A. (1990). "Conditioned flavor aversion: a mechanism for goats to avoid condensed tannins in blackbrush." *The American Naturalist* **136** (6): 810-828.
- Rauzi, F. (1963). "Water intake and plant composition as affected by differential grazing on rangeland." *Journal of Soil and Water Conservation* **18**: 114-116.
- Rhoades, D. F. & Cates, R. G. (1976). Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Biochemical interactions between plants and insects. J. W. Wallace et R. L. Mansell. New York, Plenum. **10**.

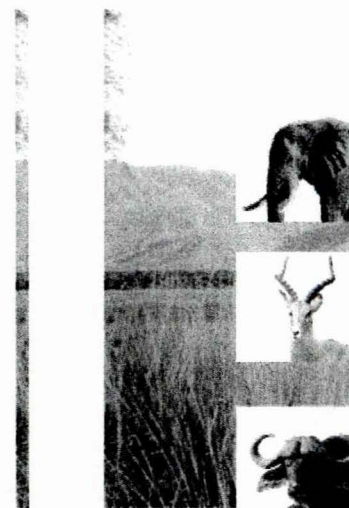
- Roques, K. G., O'Connor, T. G. & Watkinson, A. R. (2001). "Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence." *Journal of Applied Ecology* **38**: 268-280.
- Ruess, R. W. (1984). "Nutrient movement and grazing: experimental effects of clipping and nitrogen source on nutrient uptake in *Kyllinga nervosa*." *Oikos* **43**: 183-188.
- Ruess, R. W. (1988). "The interaction of defoliation and nutrient uptake in *Sporobolus kentrophyllus*, a short-grass species from the Serengeti Plains." *Oecologia* **77**: 550-556.
- Ruess, R. W., Hik, D. S. & Jefferies, R. L. (1989). "The role of lesser snow geese as nitrogen processors in a sub-arctic salt marsh." *Oecologia* **79**: 23-29.
- Ruess, R. W. & McNaughton, S. J. (1984). "Urea as a promotive coupler of plant-herbivore interactions." *Oecologia* **63**: 331-337.
- Ruess, R. W. & McNaughton, S. J. (1987). "Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated microbial processes in the Serengeti grassland." *Oikos* **49**: 101-110.
- Ruess, R. W., McNaughton, S. J. & Coughenour, M. B. (1983). "The effects of clipping, nitrogen source and nitrogen concentration on the growth responses and nitrogen uptake of an East African sedge." *Oecologia* **59**: 253-261.
- Rusch, G. M. & Oesterheld, M. (1997). "Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland." *Oikos* **78**: 519-526.
- Rutina, L., duToit, J. T. & Moe, S. R. (2001). Seedling predation by impalas (*Aepyceros melampus*) in a degrading riparian woodland: Chobe National Park, Botswana. 8th International Theriological Congress, Sun City, South Africa.
- SASInstitute (1990). SAS/STAT user's guide. Cary, SAS institute.
- Schimmel, D. S., Stillwell, M. A. & Woodmansee, R. G. (1987). Plant/microbial competition for nitrogen in California forest and grassland, Berkeley, California, USA, University of California.
- Scholes, R. J. & Walker, B. H. (1993). *An African Savanna*. Cambridge, Cambridge University Press.

- Schuman, G. E., Reeder, J. D., Manley, J. T., Hart, R. H. & Manley, W. A. (1999). "Impact of grazing management on the carbon and nitrogen balance of mixed-grass rangeland." *Ecological Applications* **9** (1): 65-71.
- Scott, D., Welch, D., Thurlow, M. & Elston, D. A. (2000). "Regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural pinewood in NE Scotland following reduction in grazing by *Cervus elaphus*." *Forest Ecology and Management* **130**: 199-211.
- Semmartin, M. & Oesterheld, M. (1996). "Effect of grazing pattern on primary productivity." *Oikos* **75**: 431-436.
- Semmartin, M. & Oesterheld, M. (2001). "Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity." *Oecologia* **126**: 225-230.
- Shipley, L. A., Illius, A. W., Danell, K., Hobbs, N. T. & Spalinger, D. E. (1999). "Predicting bite size selection of mammalian herbivores: a test of a general model of diet optimization." *Oikos* **84**: 55-68.
- Shipley, L. A. & Spalinger, D. E. (1992). "Mechanics of browsing in dense food patches: effects of plant and animal morphology on intake rate." *Canadian Journal of Zoology* **70**: 1743-1752.
- Simoës, M. & Baruch, Z. (1991). "Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C₄ grasses." *Oecologia* **88**: 173-180.
- Skarpe, C. (1990). "Shrub layer dynamics under different herbivore densities in an arid savanna, Botswana." *Journal of Applied Ecology* **27**: 873-885.
- Skarpe, C., Bergström, R., Braten & Danell, K. (2000). "Browsing in heterogeneous savanna." *Ecography* **23**: 632-640.
- Sprugel, D. G., Hinckley, T. M. & Schaap, W. (1991). "The theory and practice of branch anatomy." *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**: 309-334.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E. D. & Kigel, J. (2000). "Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach." *Journal of Applied Ecology* **37**: 224-237.

- Stokke, S. & du Toit, J. T. (2000). "Sex and size related differences in the dry season feeding patterns of elephants in Chobe National Park, Botswana." *Ecography* **23**: 70-80.
- Strauss, S. Y. & Agrawal, A. A. (1999). "The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory." *Trends in Ecology and Evolution* **14**(5): 179-185.
- Sweet, R. J. & Mphinyane, W. (1986). "Preliminary observations on the ability of goats to control post-burning regrowth of *Acacia nigrescens*/*Combretum apiculatum* savanna in Botswana." *Journal of grassland society of Southern Africa* **3**: 79-84.
- Teague, W. R. (1985). Leaf growth of *Acacia karroo* trees in response to frequency and intensity of defoliation. *Ecology and Management of the World's Savannas*. J. C. M. Tothill, J.J. Canberra, Australian Academy of Science: 220-222.
- Teague, W. R. (1989). "Effect of intensity and frequency of defoliation on aerial growth and carbohydrate reserve levels in *Acacia karroo* plants." *Journal of the Grassland Society of Southern Africa* **6** (3): 132-138.
- Tiffin, P. (2000). "Are tolerance, avoidance and antibiosis evolutionarily and ecologically equivalent responses of plants to herbivores?" *American Naturalist* **155**(1): 128-138.
- Tiver, F. & Andrew, M. H. (1997). "Relative effects of herbivory by sheep, rabbits, goats and kangaroos on recruitment and regeneration of shrubs and trees in Eastern South Australia." *Journal of Applied Ecology* **34**: 903-914.
- Tolsma, D. J., Ernst, W. H. O., Verweij, R. A. & Vooijs, R. (1987). "Seasonal variation of nutrient concentrations in a semi-arid savanna ecosystem in Botswana." *Journal of Ecology* **75**: 755-770.
- Tracy, B. F. & Frank, D. A. (1998). "Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem : Yellowstone National Park." *Oecologia* **114**: 556-562.
- Tuomi, J., Niemelä, P., Rousi, M., Sirén, S. & Vuorisalo, T. (1988). "Induced accumulation of foliage phenols in mountain birch: branch response to defoliation?" *American Naturalist* **132** (4): 602-608.

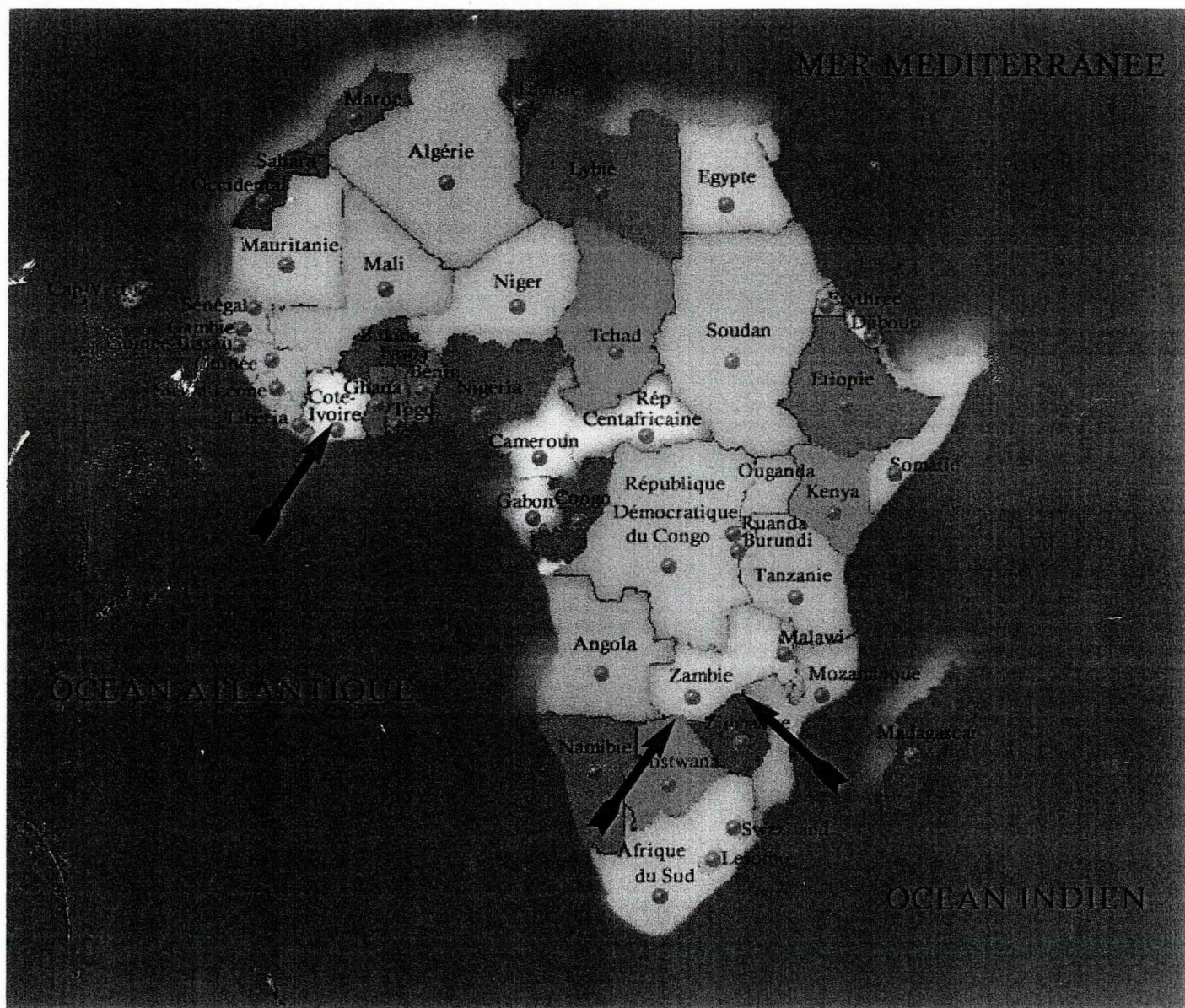
- Tuomi, J., Niemelä, P. & Siren, S. (1990). "The panglossian paradigm and delayed inducible accumulation of foliar phenolics in mountain birch." *Oikos* **59**: 399-410.
- Turner, C. L., Seastedt, T. R. & Dyer, M. I. (1993). "Maximization of aboveground grassland production: the role of defoliation frequency, intensity, and history." *Ecological Applications* **3**(1): 175-186.
- Tuzet, A., Perrier, A. & Masaad, C. (1992). "Crop water budget estimation of irrigation requirement." *ICID Bull* **41**: 1-17.
- Ungar, E. D. & Noy-Meir, I. (1988). "Herbage intake in relation to availability and sward structure: grazing processes and optimal foraging." *Journal of Applied Ecology* **25**: 1045-1062.
- Van de Koppel, J. & Rietkerk, M. (2000). "Herbivore regulation and irreversible vegetation change in semi-arid grazing systems." *Oikos* **90**: 253-260.
- Van der Maarel, E. & Titlyanova, A. (1989). "Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions." *Oikos* **56**: 364-370.
- Virtanen, R. (2000). "Effects of grazing on above-ground biomass on a mountain snowbed, NW Finland." *Oikos* **90**: 295-300.
- Vitousek, P. M. & Howarth, R. W. (1991). "Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur ?" *Biogeochemistry* **13**: 87-115.
- Walker, B. H. (1989). Diversity and stability in ecosystem conservation. Conservation for the 21st Century. D. Western et M. Pearl. Oxford, Oxford University Press: 121-130.
- Wallace, L. L., McNaughton, S. J. & Coughenour, M. B. (1984). "Compensatory photosynthesis of three African graminoids to different fertilization, watering and clipping regimes." *Botanical Gazette* **145**: 151-156.
- Weber, G. E. & Jeltsch, F. (1998). Spatial aspect of grazing in savanna rangelands- a modelling study of vegetation dynamics. Ecosystems and sustainable development. J. L. Uso, C. A. Brebbia et H. Power. Southampton, Computational Mechanics Publications: 427-436.

Zamora, R., Gomez, J. M., Hodar, A., Castro, J. & Garcia, D. (2001). "Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest generation." *Forest Ecology and Management* **144**: 33-42.

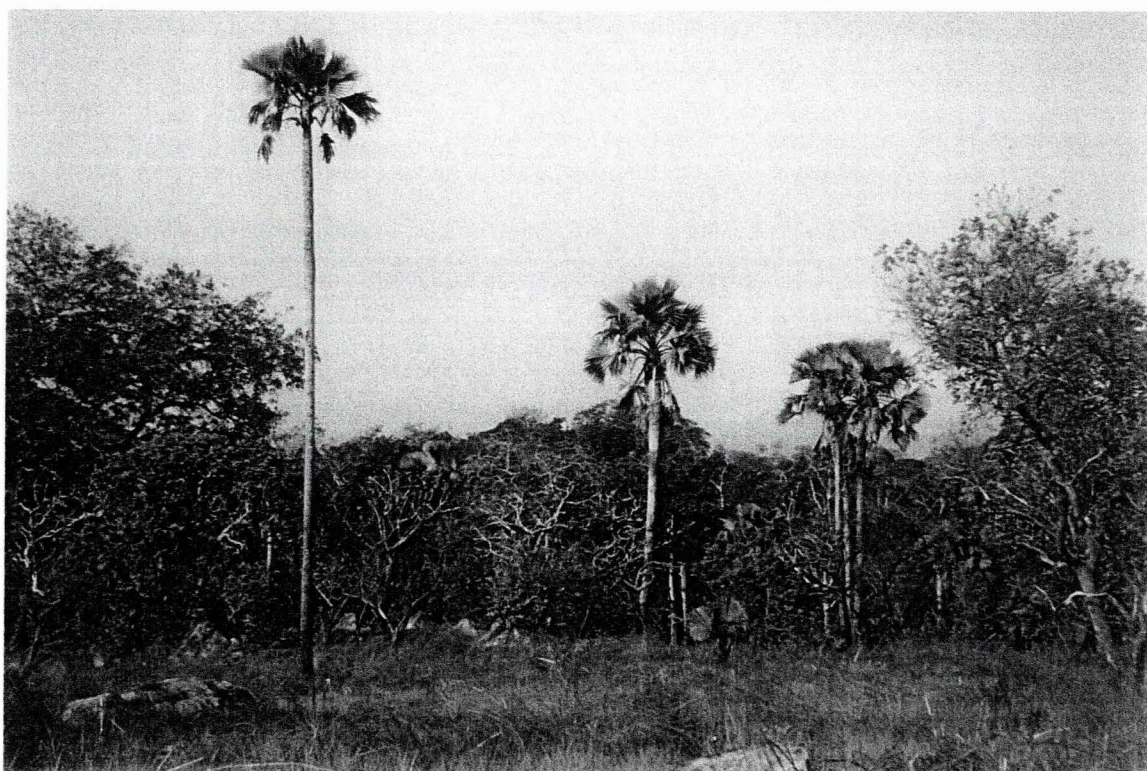


Annexes

1* Localisation des sites d'études



**2* Etude de l'impact de l'herbivorie sur le fonctionnement du couvert
herbacé d'une savane de Côte d'Ivoire**



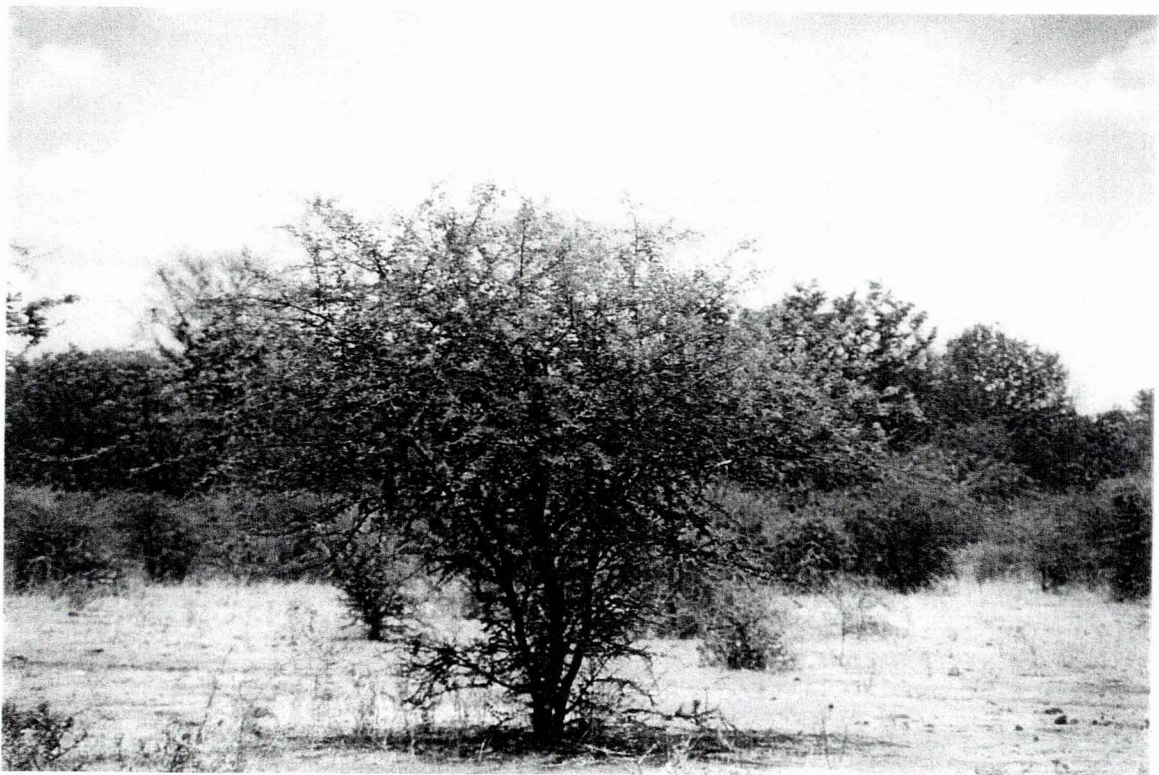


Vue générale : cadrats individualisés par des pics à béton, à l'intérieur des différents exclos.
Chaque cadrat est délimité par des fils tendu et signalé par une étiquette métallique.



Touffes d'herbacées à l'intérieur d'un cadrat avant la coupe. Le fil jaune délimite la zone d'application des différents traitements et le fil rouge, la zone de prélèvement.

**3* Etude de l'impact de l'herbivorie sur le fonctionnement du couvert
arbustif de savanes d'Afrique Australe**



Dans la vallée du Zambèze (Zimbabwe)

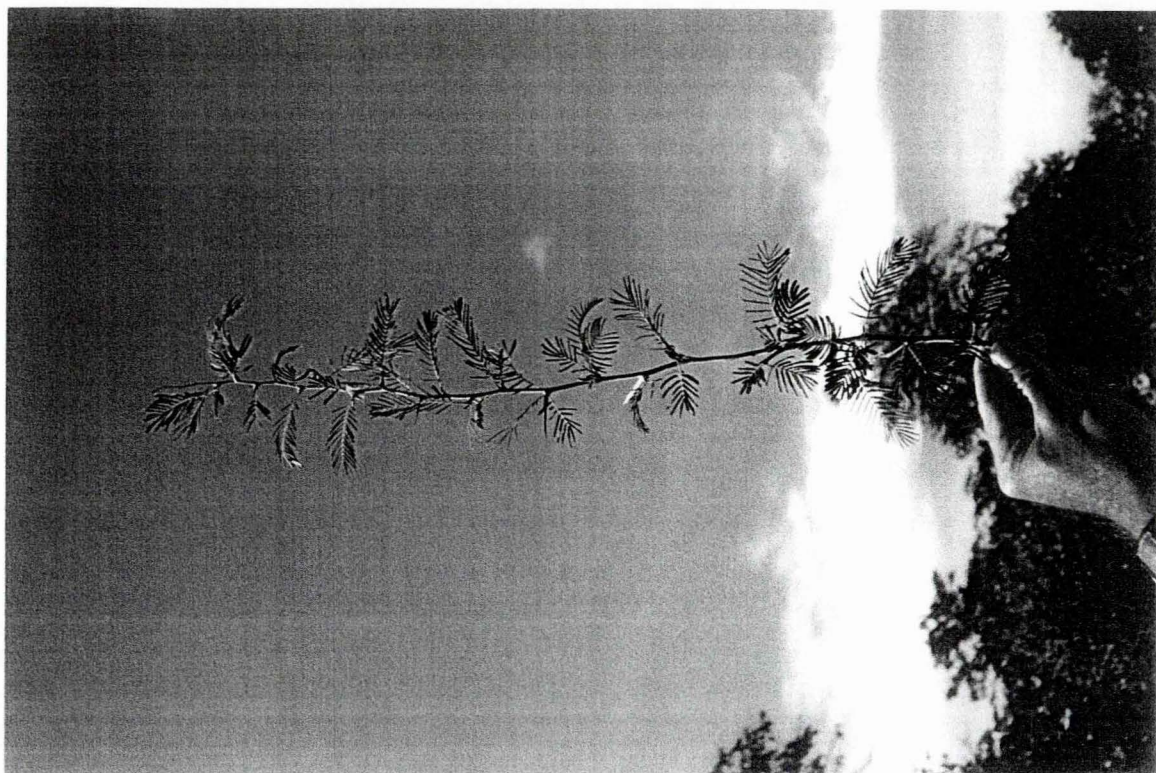


Extrémité d'une branche d'*Acacia nilotica*, avant la coupe de la pousse de l'année.



Extrémité d'une branche de *Dichrostachys cinerea*, avant la coupe de la pousse de l'année.

Le long de la rivière Chobe (Botswana)



Extrémité d'une branche de *Dichrostachys cinerea*, dont la partie apicale n'a pas été broutée.



Extrémité d'une branche de *Dichrostachys cinerea*, dont la partie apicale a été broutée.

RESUME

Au premier abord, un herbivore qui consomme une plante lui porte préjudice en prélevant une partie de sa biomasse aérienne, mettant ainsi en péril la survie et la croissance de sa ressource alimentaire. Il est possible cependant que la présence de l'animal dans l'écosystème considéré ait un impact globalement positif sur la production primaire et sur la qualité de la végétation dont se nourrit l'herbivore. Celui-ci aurait alors intérêt à consommer une végétation, arbustive ou herbacée, qui aurait déjà été visitée. Pour comprendre la dynamique et appréhender la gestion d'écosystèmes pâturés ou broutés, il est important de prendre en compte l'impact global de l'herbivore sur la végétation et les conséquences de cette interaction sur le comportement de l'animal.

C'est pourquoi, dans cette étude, on s'est intéressé à l'impact des herbivores sur le fonctionnement du couvert végétal des écosystèmes de savane. Différentes approches (relevés de terrain, expériences et modélisation) ont été utilisées pour analyser sur différentes échelles de temps la dynamique du couvert arbustif et du couvert herbacé de savanes africaines. Prenant le point de vue de l'herbivore, nous avons cherché à identifier les processus-clés de la réponse de la végétation à l'herbivorie et l'éventualité d'une « amélioration » de la végétation par l'herbivore, dans le contexte théorique de l'hypothèse d'optimisation de McNaughton (1979).

Ce travail souligne l'importance, dans le bilan global de l'impact de l'herbivore sur la végétation, de l'accès qu'a la plante aux ressources telles que la lumière, l'eau et les nutriments ; accès qui peut être modifié directement ou indirectement par l'herbivore. Les résultats de cette étude mettent l'accent sur les processus fondamentaux mis en jeu et perturbés par l'herbivorie et sur l'importance des échelles de temps et d'espace choisies pour analyser l'impact de l'herbivore dans l'écosystème. L'identification des réponses de la plante en tant qu'individu, dans ce travail, remet en question la généralisation d'hypothèses telles que celle de l'optimisation, à l'ensemble du couvert et sur de longues durées. Ces éléments sont essentiels à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes où vivent les grands herbivores et comme base de réflexion à toute tentative de gestion.

ABSTRACT

The direct effect of herbivores on plants is *a priori* negative : by consuming plants' above-ground parts, herbivores reduce the plants' growth and reproductive potential. However, indirect interactions in the ecosystem may be such that herbivores have a net, positive effect on primary productivity and on the quality of their plant resource. In this view, a moderate herbivory pressure resulting from repeated visits of herbivores to woody or grass plants might be beneficial to both sides. Understanding the determinants of plant-herbivore ecosystem dynamics, and developing appropriate management plans for such ecosystems, raises the urgent need for assessing the direct and indirect effects of herbivores, and how herbivores behaviourally respond to those effects.

This study aims at investigating the impact of herbivores on the functioning of savannah ecosystems. Different approaches (theoretical, correlative, and experimental) have been used to analyse the dynamics of grass and bush populations in African savannahs. We identify several key processes that determine the individual and population responses of plants to herbivores. Our study unfolds within the framework of McNaughton's hypothesis of optimization by herbivory.

Our results emphasise that the net effect of herbivory is strongly sensitive to the availability of resources (light, water, nutrients) to plants; this availability may in turn be influenced, directly or indirectly, by the herbivore's behaviour. Our analysis of plant individual responses to herbivory shows that the effects at the ecosystem level dramatically depend on the temporal and spatial scales on which they are assessed. Our results cast doubt on attempts to broaden the scope of important hypotheses, like McNaughton's, to whole plant communities and to long ecological time scales. We discuss the implications of our results on the functioning and management of ecosystems involving large herbivores.